MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXXIII

FASCICULE 4
(et dernier)

M. GABE et H. SAINT-GIRONS

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE COMPARÉE DU CLOAQUE ET DES GLANDES ÉPIDERMOÏDES DE LA RÉGION CLOACALE CHEZ LES LÉPIDOSAURIENS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1965

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome XXXIII Fascicule 4.

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE COMPARÉE DU CLOAQUE ET DES GLANDES ÉPIDERMOÏDES DE LA RÉGION CLOACALE CHEZ LES LÉPIDOSAURIENS

par Manfred GABE et Hubert SAINT GIRONS

Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés
et
Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION GÉNÉRALE. 151

PREMIÈRE PARTIE

LE CLOAQUE

INTRODUCTION 153

MATÉRIEL ET TECHNIQUES. 156

RÉSULTATS.

Rhynchocéphales 158

Gekkota 164
Gekkonidæ. Xantusidæ. Pygopodidæ.

Iguania 184
Iguanidæ. Agamidæ. Chamaeleonidæ.

Scincomorpha. 199
Scincidæ. Feylinidæ. Lacertidæ. Teidæ.

Anguimorpha. 213
Anguidæ. Aniellidæ. Helodermatidæ. Varanidæ.

Amphisbaenia 221
Amphisbaenidæ. Trogonophidæ.

Typhlopoidea et Leptotyphlopoidea 225
Typhlopidæ. Leptotyphlopidæ.

Boidae et Colubroidea. 230
Boidæ. Colubridæ. Elapidæ. Viperidæ.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. 8P

Source : MNHN, Paris

Pages

Revue synthétique des résultats.

Anatomie générale du cloaque. 246
Caractères histologiques du revêtement épithélial 247
Glandes cloacales. 251

Discussion.

Morphologie du cloaque. 255
Glandes cloacales 257
Considérations générales 259

Deuxième Partie

LES GLANDES ÉPIDERMOÏDES

Introduction 261

Matériel et techniques. 264

Résultats.

Anatomie microscopique 266
Épaississements épidermiques lenticulaires 267
Écailles glandulaires 267
Organes papillaires. 268
Glandes margino-cloacales. 269
Glande « sébacée » du cloaque de Sphenodon 270
Replis épidermiques glandulaires. 271
Glandes préanales de *Coleonyx* 271
Glandes préanales des Amphisbaeniens. 272
Glandes préanales et fémorales typiques des Sauriens . . 272
Glandes préanales de *Lialis*. 274
Tégument et invaginations margino-cloacales de *Varanus* et *Gerrhonotus* 274
Glandes anales des Ophidiens 275
Formations rétro-cloacales, hémipénis et sacs postanaux. 276
Caractères cytologiques et histochimiques. 276
Couche basale 277
Couche de cellules polyédriques 278
Cellules en dégénérescence. 279

Discussion 282

Bibliographie. 290

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Nos connaissances sur la morphologie du cloaque des Lépidosauriens reposent sur un petit nombre de travaux anciens; quelques espèces seulement ont été étudiées en détail et les techniques mises en œuvre dans ces études ne correspondent plus aux exigences actuelles. La plupart des auteurs auxquels nous faisons allusion étaient beaucoup plus préoccupés de l'interprétation d'ensemble du cloaque des Lépidosauriens et de sa comparaison avec celui des autres Sauropsidés que de l'exploration méthodique des structures. Cet état de fait est clairement illustré par le contraste entre le nombre considérable de travaux consacrés aux organes copulateurs et la rareté des études portant sur les constituants épithéliaux du cloaque.

Des recherches axées principalement sur l'histologie comparée des glandes endocrines des Lépidosauriens nous ont fourni l'occasion d'autopsier un nombre important d'animaux appartenant aux différents ordres de cette sous-classe. Le cloaque a été prélevé dans la plupart des cas et l'opportunité d'une étude d'ensemble de cette région du corps nous est apparue progressivement.

L'examen des coupes sériées que nécessitait ce travail nous a conduit à explorer, du même coup, les glandes dites épidermoïdes de la région juxta-cloacale. Certaines de ces formations étaient anatomiquement connues de longue date; d'autres ne sont pas mentionnées dans les publications qui nous ont été accessibles. La similitude de structure entre des glandes nettement intracloacales, d'une part, des glandes indiscutablement extra-cloacales, d'autre part, rendait opportune la prise en considération, dans ce travail, de l'ensemble des formations auxquelles nous faisons allusion.

C'est au cours de l'examen des préparations que nous avons constaté, en maintes occasions, des particularités de structure dont l'étude aurait nécessité des fixations, ainsi que des colorations et réactions histochimiques, impossibles à mettre en œuvre sur le matériel dont nous disposions. Ceci explique le caractère incomplet de certaines descriptions.

Une partie importante du matériel utilisé dans ce travail a été récoltée au cours d'une mission du Centre National de la Recherche Scientifique en Amérique du Nord et dans le Pacifique Sud, grâce à l'obligeance de nos collègues qui nous ont aidés à capturer de nombreuses espèces. Nous tenons à remercier particulièrement MM. G. Barrow, officer in charge, Q. I. M. R., Innisfail; H.-G. Cogger, Curator of Reptiles, Australian Museum, Sydney; B.-H. Cook, herpetologist, Cairns; D. Hunsaker II, Assistant Professor, San Diego State College; W. Moberly, University of Michigan, Ann Arbor; C.-E. Shaw, Curator of Reptiles, San Diego Zoological Garden; K. Slater, Wild-life biologist, N. T. A., Alice Spring; K. Woodzicki, Director of Animal Ecology Division, Wellington. Notre travail a été grandement facilité par l'accueil que nous avons reçu dans les nombreux Instituts et Stations biologiques où nous avons séjourné ;

MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Deep Canyon Desert Research Area, Division of Life Sciences, University of California, Riverside; Institute for comparative Biology, San Diego; Institut français d'Océanie, Nouméa; Innisfail field Station, Queensland Institut of Medical Research; Animal Industry Branch, Northern Territory Administration, Alice Spring; Animal Ecology Division, D. S. I. R., Wellington.

D'autres collègues ont bien voulu nous expédier directement du matériel de provenance variée. Nous tenons à renouveler ici nos vifs remerciements à MM. J. Bons, E. Brygoo, R. Duguy, R. Gauthier, H. Heatwole, E. Kramen, F. et J.-J. Petter, P. Pfeffer, et A. Strauch.

Nous devons les deux exemplaires de *Sphenodon punctatus*, espèce rare et strictement protégée, à la générosité du department of Internal Affairs, de Nouvelle-Zélande. Nous remercions M. F.-L. Newcombe de l'aide qu'il nous a apportée à cet égard.

Les dessins de ce mémoire sont dus au talent de M. Claude Poivre, dessinateur principal au C. N. R. S., attaché au Laboratoire d'Écologie de Brunoy. Sa collaboration nous a été précieuse.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

LE CLOAQUE

INTRODUCTION

Mises à part les anciennes descriptions anatomiques, le mémoire de Lereboullet (1851), consacré à l'étude comparée de l'anatomie de l'appareil génital des Vertébrés, apporte les premières précisions sur la constitution du cloaque des Sauropsidés. Les notions dues à cet auteur sont confirmées, en ce qui concerne les Reptiles, par Leydig (1872) dans une monographie consacrée aux Lézards d'Allemagne. Gadow (1887), dans un travail resté classique, propose une division en segments du cloaque des Amniotes qui ne correspond pas entièrement aux conceptions de ses prédécesseurs.

La plupart des auteurs postérieurs à 1900 conservent les subdivisions proposées par Gadow, mais ne manquent pas de faire remarquer leur caractère trop schématique; ils insistent souvent sur les difficultés ou l'arbitraire de la délimitation des différents segments. Le fait ressort clairement de la lecture des travaux de Fleischmann et de ses élèves (1900 à 1906), du mémoire de Woepke (1931) et de la revue d'ensemble de Gerhardt (1937).

C'est sur cette dernière que reposent les descriptions du cloaque des Lépidosauriens, données dans les ouvrages didactiques récents. Depuis cette date, les recherches bibliographiques ne nous ont montré que de rares études anatomiques, souvent exécutées à l'occasion de recherches monographiques. Citons, en particulier, le travail de Volsøe (1944) sur *Vipera berus*, ceux de Guibé (1948), de Robb (1960), de Fox et Dessauer (1962) sur les Typhlopidés et les Leptotyphlopidés, ceux de Pope (1941), Edgren (1942), Inger et Marx (1962) sur les adaptations morphologiques des organes copulateurs mâles et femelles des Serpents.

On sait que le cloaque des Vertébrés représente une cavité qui reçoit d'une part l'intestin terminal, d'autre part les uretères et les gonoductes, si bien que sa lumière est traversée par les fèces, par l'urine et par les produits génitaux. Comme le fait remarquer Gerhardt (1937), il ne s'agit pas d'un caractère primitif à l'échelle de l'embranchement des Vertébrés.

Gadow (1887) divise le cloaque des Sauropsidés en une partie ectoblastique communiquant avec le milieu extérieur, le proctodaeum, une

BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

partie moyenne entoblastique, l'urodaeum, où débouchent les conduits génitaux et urinaires, enfin une partie également entoblastique, le coprodaeum, mettant en communication le cloaque et l'intestin terminal (fig. 1). Sont annexés au proctodaeum la bourse de Fabricius des Oiseaux, des formations glandulaires que l'on désigne souvent sous le nom de glandes cloacales, ainsi que les organes copulateurs et les glandes anales des Ophidiens. A l'urodaeum se rattachent, à côté des orifices des conduits génitaux et urinaires, la vessie ventrale des Lépidosauriens et l'ensemble chambres anales-vessie des Anapsides. Quant au coprodaeum, il correspond au vestibule rectal des anciens auteurs; GADOW lui-même le désigne aussi sous le nom de dernière chambre rectale et se fonde, pour son individualisation, sur une donnée d'ordre fonctionnel. C'est là que s'opèrent le mélange et le stockage de l'urine et des matières fécales.

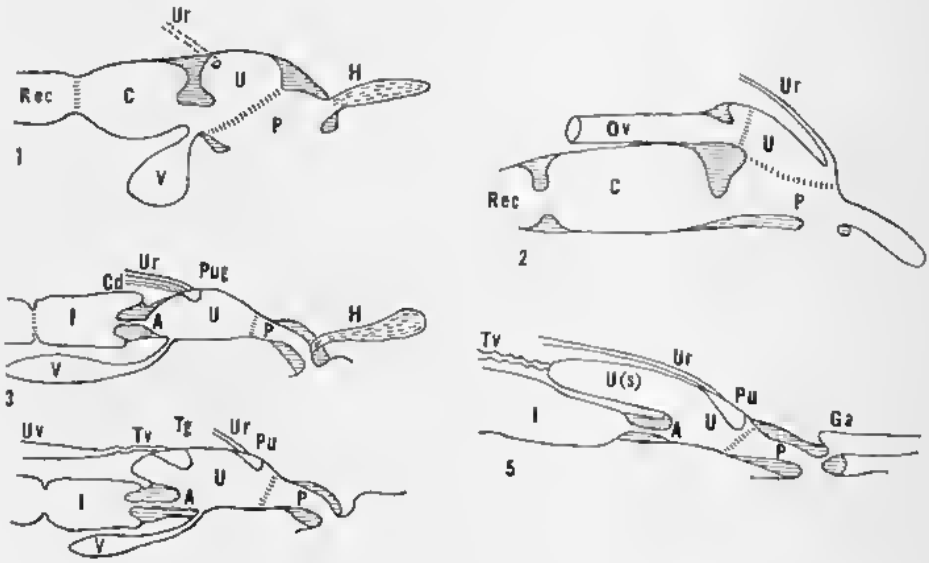


FIG. I. — Représentations schématiques de la structure du cloaque d'après les conceptions de GADOW (1887), comparées à celles qui résultent du présent travail.

1 – Structure du cloaque d'un Saurien mâle, d'après GADOW.
2 – Structure du cloaque d'un Ophidien femelle, d'après GADOW.
3 – Structure du cloaque d'un Saurien mâle.
4 – Structure du cloaque d'un Saurien femelle.
5 – Structure du cloaque d'un Ophidien femelle.

A – Région anale.
C – Coprodaeum.
Cd – Canal déférent.
Ga – Glande anale.
H – Hémipénis.
Ov – Oviducte.
Pug – Papille uro-génitale des mâles.
Pu – Papille urinaire des femelles.
P – Proctodaeum.
R – Rein.
Rec – Rectum.
U – Urodaeum.
U (s) – Urodaeum, zone dorsale différenciée en sinus génital.
Ur – Uretère.
Tg – Tubercule génital des femelles.
Tv – Tube vaginal.
Uv – Région utéro-vaginale.
V – Vessie.

Source : MNHN, Paris

Cette manière de subdiviser le cloaque des Sauropsidés diffère sur un point des descriptions antérieures à GADOW, notamment de celles de LEREBOULLET et de LEYDIG; en effet, ces derniers auteurs considéraient, en se fondant sur la structure des parois, que le coprodaeum au sens de GADOW faisait partie intégrante de l'intestin.

La difficulté du choix entre ces deux interprétations transparaît clairement à la lecture des travaux plus récents. FLEISCHMANN et ses élèves n'interviennent pas dans le débat, leurs recherches étant centrées sur l'appareil copulateur. Mais WOEPKE (1930) signale, à propos d'une étude anatomique du cloaque et de l'appareil copulateur chez *Lacerta agilis*, l'unité de structure du coprodaeum au sens de GADOW et de la partie terminale du gros intestin. De même, GERHARDT (1937, p. 277) admet clairement les difficultés qui peuvent surgir lorsqu'on cherche à délimiter exactement le coprodaeum tel que l'entend GADOW.

Malgré ces difficultés, les dénominations proposées par GADOW sont utilisées par tous les auteurs récents et nous n'envisageons pas de rompre avec cette habitude. Il n'en est pas moins vrai que l'impossibilité d'une délimitation nette entre le coprodaeum de GADOW d'une part, les chambres rectales qui le précèdent d'autre part, doit trouver son expression dans la nomenclature. Du point de vue de la structure, rien ne distingue le « coprodaeum » des autres chambres rectales; dans ces conditions, le terme même nous paraît inutile et nous n'en userons pas dans le corps de ce travail.

Les termes « urodaeum » et « proctodaeum » seront conservés avec leur acception topographique classique. Il y a toutefois lieu de préciser leur signification, ainsi que le sens d'un certain nombre d'autres termes dont nous serons amenés à user. Les données histologiques imposent la distinction, dans l'épithélium de l'*urodaeum*, de trois régions, à savoir la région dorsale qui subit, seule, des modifications de structure en fonction du cycle génital des femelles, la zone ventrale et la « région anale » assez étendue qui engaine le sphincter anal. Ce dernier marque, dans notre nomenclature, la limite entre l'urodaeum et l'intestin terminal, y compris le coprodaeum de GADOW. En ce qui concerne le *proctodaeum*, les limites de cette partie du cloaque sont tracées en fonction de critères anatomiques et non de la structure de l'épithélium. Cette dernière subit, en effet, une série de modifications souvent graduelles et variables selon les espèces, depuis l'orifice cutané jusqu'à sa jonction avec l'urodaeum; il est donc impossible d'en donner une définition d'ensemble et seule l'étude embryologique permettrait de tracer exactement la limite entre les parties ectoblastiques et entoblastiques du cloaque.

Nous donnons, dans le cadre des Lépidosauriens, au terme *vessie* la même signification que les auteurs classiques. Il en est de même pour le *tubercule génital*, les *papilles uro-génitales* du mâle et les *papilles urinaires* de la femelle. Dans nos descriptions, le terme « *glandes cloacales* » désigne les formations glandulaires situées à proximité immédiate du proctodaeum; il correspond à celui de « glandes vestibuliennes » (LEREBOULLET), de « prostate » et de « glande sébacée » (LEYDIG). Nous appelons *glandes urodéales* des formations glandulaires annexées à la partie antéro-dorsale de l'urodaeum chez la femelle de certains Sauriens. Les *glandes anales* de nos descriptions correspondent aux « sacs anaux » ou « poches anales » de nombreux auteurs. La mise en place des structures qui viennent d'être définies apparaît sur la figure I.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

La liste des espèces étudiées au cours de ce travail est donnée dans le tableau I. 103 individus, appartenant à 23 familles différentes, ont été autopsiés.

TABLEAU I. — **Liste des espèces étudiées.**

		M	F
RHYNCHOCEPHALIA			
Sphenodontidæ	*Sphenodon punctatus* GRAY	1	1
SQUAMATA			
SAURIA			
Gekkota			
Gekkonidæ	*Coleonyx variegatus* BAIRD	3	1
	Gehydra variegata (DUMERIL et BIBRON)		1
	Heteronota binoei GRAY	1	2
	Hoplodactylus pacificus (GRAY)	2	2
	Phelsuma madagoscarensis GRAY	1	1
	Oedura lessueri (DUMERIL et BIBRON)	1	
	Tarentola mauritanica L.		
Xantusidæ	*Xantusia henshawi* STEJNEGER	1	1
Pygopodidæ	*Delma fraseri* (GRAY)		1
	Lialis burtonis GRAY		1
Iguania			
Iguanidæ	*Sceloporus graciosus* BAIRD et GIRARD	1	1
	Crotaphytus collaris SAY		1
	Uma inornata COPE		1
	Dipsosaurus dorsalis BAIRD et GIRARD		
	Phrynosoma m'calli HALLOWELL	1	1
	Uta stansburiana BAIRD et GIRARD	1	
	Anolis stratulus COPE		1
	Anolis cristatellus DUMERIL et BIBRON	1	
	Anolis evermanni	1	
	Anolis pulchellus DUMERIL et BIBRON	1	
Agamidæ	*Agama inermis* REUSS		1
	Agama bibronii DUMERIL	1	
	Amphibolurus reticulatus GRAY		1
	Caloles cristatellus KUHL		2
Chamaeleonidæ	*Chamaeleo lateralis* GRAY	2	3
	Chamaeleo basiliscus COPE		1
	Brookesia spectrum BUCHOLZ	1	
Scincomorpha			
Scincoidea			
Scincidæ	*Chalcides mionecton* BOETTGER		1
	Scincus officinalis LAURENTI	1	1
	Lygosoma taeniolatum SHAW	1	
	Lygosoma sp.	1	
	Leiolopisma zelandica (GRAY)	1	
	Leiolopisma rhomboidalis (PETERS)	1	
Feylinidæ	*Feylinia currori* GRAY	2	2
Lacertoidea			
Lacertidæ	*Lacerta muralis* (LAURENTI)	3	3
Teidæ	*Cnemidophorus tigris* BAIRD et GIRARD		1

Source : MNHN, Paris

		M	F
Anguimorpha			
Anguioidea			
Anguidæ	*Ophisaurus koellikeri* GUENTHER		2
	Gerrhonotus multicarinatus BLAINVILLE		1
Anniellidæ	*Anniella pulchra* GRAY	1	2
Varanoidea			
Varanidæ	*Varanus griseus* DAUDIN	1	1
Helodermatidæ	*Heloderma suspectum* COPE	1	
Amphisbaenia			
Amphisbaenidæ	*Blanus cinereus* (VANDELLI)	2	3
Trogonophidæ	*Trogonophis wiegmanni* KAUP	1	3
SERPENTES			
Typhlopoidea			
Typhlopidæ	*Typhlops punctatus* LEACH		1
	Typhlops vermicularis MERREM	1	
	Typhlops sp.	2	
Leptotyphlopoidea			
Leptotyphlopidæ	*Leptotyphlops dulcis* BAIRD et GIRARD	4	
Booidea			
Boidæ	*Morelia spilotes* (LACEPEDE)		1
	Eryx jaculus L.	1	
Colubroidea			
Colubridæ	*Macroprotodon cucullatus* GEOFFROY	1	1
	Coronella austriaca LAURENTI		1
	Natrix maura (L.)	2	1
Elapidæ	*Bungarus fasciatus* SCHNEIDER		
Viperidæ	*Vipera aspis* (L.)	2	2
	Cerastes vipera (L.)		1
	Atractaspis sp.	1	

M – F – nombre de mâles (M) et de femelles (F) débités en coupes sériées.

Après une dissection aussi rapide que possible, le cloaque a été fixé en entier par une immersion de 24 heures dans le liquide de Halmi. Après inclusion à la paraffine, les pièces ont été débitées en coupes sériées, de 10 µ d'épaisseur. Pour chaque objet, 6 séries de lames ont été faites, en prélevant 6 coupes sur 10, sur 20 ou sur 40, selon la taille de l'animal.

L'étude topographique a été effectuée après coloration par le trichrome en un temps (GABE et MARTOJA, 1957), par une variante de la méthode de Cleveland-Wolfe (SAINT GIRONS, 1961) et par l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Quelques coupes ont été colorées par l'hémalun-éosine, ainsi que par la méthode de Mann.

Les mucopolysaccharides acides ont été recherchés systématiquement par la méthode de MOWRY (1956), au bleu alcian-APS. Dans quelques cas, les indications ainsi obtenues ont été complétées par celles de la réaction métachromatique au bleu de toluidine, à pH 4,2. La réaction à l'alloxane-Schiff (YASUMA et ICHIKAWA, 1953) et surtout la tétrazoréaction de Danielli (PEARSE, 1953) ont servi à la détection des protides riches en α-amino-acides et en amino-acides aromatiques. Les protides sulfhydrilés ont été recherchés par la méthode d'ADAMS (1956) au ferricyanure ferrique, avec et sans réduction préalable des coupes par le sulfure d'ammonium.

Source : MNHN, Paris

RÉSULTATS

RHYNCHOCÉPHALES

L'Ordre des Rhynchocéphales n'est plus représenté, actuellement, que par une seule espèce, *Sphenodon punctatus*, dont la répartition est limitée à quelques îlots de la côte néo-zélandaise. Grâce à la générosité du gouvernement de la Nouvelle-Zélande, nous avons eu la bonne fortune d'autopsier 2 spécimens adultes, un mâle et une femelle, de cette espèce rare et strictement protégée.

Sphenodon punctatus (1 femelle à l'extrême début de l'activité sexuelle).

Le cloaque de *Sphenodon* appartient au même type que celui des autres Lépidosauriens et la figure rend mieux compte de sa structure qu'une longue description. Il convient toutefois d'insister sur quelques caractères propres à cette espèce.

Le proctodaeum est relativement long, replié en S, l'urodaeum, non bifide, court et peu creusé sur sa face dorsale. Chaque tube vaginal débouche, sur la face latéro-dorsale de l'urodaeum, au sommet d'un tubercule génital saillant. Le tube vaginal est singulièrement court, car l'utérus — caractérisé par la présence de nombreuses glandes utérines dans le chorion — pénètre jusqu'à l'intérieur des enveloppes du cloaque. Contrairement à ce qui se passe chez les autres Lépidosauriens, l'orifice de l'uretère est situé sur la face postérieure du tubercule génital, donc à proximité de l'orifice vaginal.

Abréviations utilisées dans les figures II à XXI.

A – Région anale
Cd – Canal déférent
Ce – Canal excréteur des glandes anales
Cw – Canal de Wolff
Frc – Formation rétro-cloacale
Ga – Glande anale
Gc – Glande cloacale
Gcd – Glande cloacale dorsale ou latéro-dorsale
Gcv – Glande cloacale ventrale
Gp – Glande préanale
Gs – Glande « sébacée »
Gu – Glande urodéale
H – Hémipénis
I – Intestin terminal
Pug – Papille uro-génitale des mâles
Pu – Papille urinaire des femelles
P – Proctodaeum
R – Rein
U – Urodaeum
Ur – Uretère
Tg – Tubercule génital des femelles
Tc – Tissu érectile
Tv – Tube vaginal
Uv – Région utéro-vaginale
Ut – Utérus
V – Vessie

Source : MNHN, Paris

La vessie est bien développée et débouche à l'extrémité ventro-cranial de l'urodaeum. Le sphincter anal qui sépare l'intestin de l'urodaeum est remarquablement long. Il y a lieu de signaler, enfin, la présence de 2 glandes sphériques, situées en position ventro-latérale par rapport à l'extrémité postérieure du proctodaeum. Bien qu'elles soient incluses dans les enveloppes cloacales, ces formations, uniques chez les Lépidosauriens, seront étudiées avec les glandes épidermoïdes auxquelles leurs caractères histologiques les rattachent.

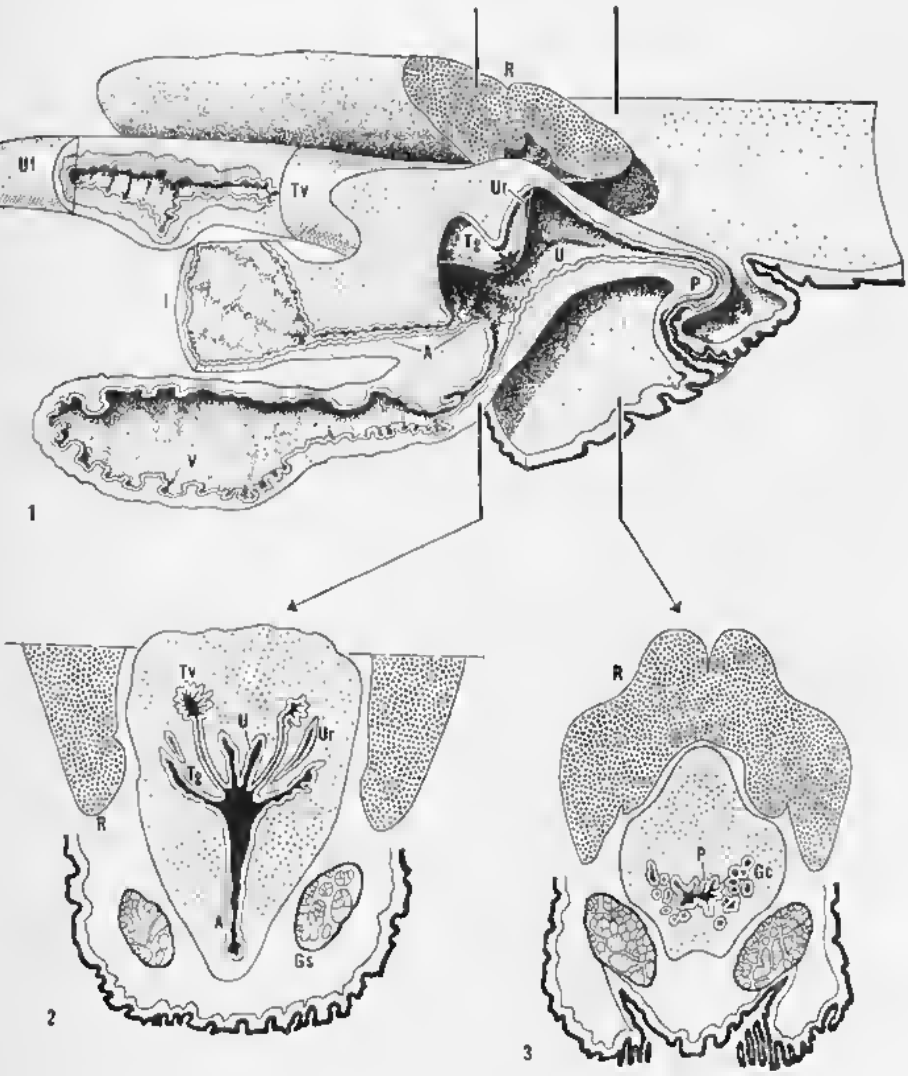


Fig. II. — *Sphenodon punctatus*, femelle.

1 – Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal.
2 et 3 – Coupes transversales, aux niveaux indiqués par les flèches.

Remarquer le grand développement de la région anale et l'emplacement de l'orifice de l'uretère.

Source : MNHN, Paris

Les lèvres du cloaque sont recouvertes par un épiderme banal, haut de 30 à 40 μ. Le tiers caudal du proctodaeum est revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 70 à 80 μ, où l'on reconnaît encore aisément les différentes couches de l'épiderme. Sur les deux tiers craniaux du protodaeum, cet épithélium se transforme en une muqueuse malpighienne de même épaisseur dont les couches superficielles, encore très aplaties, contiennent une quantité croissante d'un mucopolysaccharide acide. Au niveau de sa jonction avec l'urodaeum, une couche de mucocytes, d'abord très mince, se différencie à la surface de la muqueuse malpighienne dont l'épaisseur diminue.

La majeure partie de l'urodaeum, tant sur les faces dorsales que ventrales, est tapissée d'un épithélium muqueux stratifié, haut de 40 à 50 μ. On distingue une couche basale de cellules cubiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux irréguliers mais clairs, une couche moyenne de cellules cubiques ou légèrement prismatiques, à noyaux ovoïdes et pauvres en chromatine, la région supra nucléaire étant quelquefois occupée par une petite masse de granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS et retiennent le bleu alcian, et enfin une couche de mucocytes superficiels. Ceux-ci sont prismatiques, hauts de 25 à 28 μ, avec un noyau basal ovoïde et clair, d'environ 5 × 8 μ, le grand diamètre étant orienté dans le sens de la hauteur. Toute la région supra nucléaire est remplie par une masse dense d'un produit de sécrétion correspondant à un mucopolysaccharide acide. Le revêtement épithélial du sphincter anal ne diffère en rien de celui de l'urodaeum.

Le tube vaginal affecte la forme d'un court cylindre, dans la lumière duquel l'épithélium dessine des plis longitudinaux profonds, pourvus d'un support conjonctif. Sur coupe transversale, ces plis affectent la forme de longues et minces languettes, plus ou moins régulièrement disposées et convergeant vers le centre. L'épithélium de revêtement, haut de 25 μ en moyenne, est simple ou pseudo-stratifié. On y distingue deux catégories cellulaires, régulièrement alternées : d'une part, des cellules ciliées, à gros noyaux centraux, ovoïdes et clairs, d'autre part, des cellules muqueuses, à noyaux basaux plus petits et plus riches en chromatine, généralement étirés dans le sens de la hauteur. Le cytoplasme de ces derniers éléments est occupé par de fines granulations cyanophiles, peu denses, correspondant à un mucopolysaccharide acide. Le chorion est lâche; la *muscularis mucosæ* est constituée par une couche circulaire pas plus haute que dans l'utérus et par une couche longitudinale qui s'épaissit beaucoup avant de se fondre dans les enveloppes du cloaque.

L'uretère, relativement court en raison de la proximité du rein, est revêtu d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 45 à 50 μ, où l'on reconnaît des cellules basales cubiques et discontinues, à petits noyaux irréguliers mais pauvres en chromatine, et de hautes cellules prismatiques dont les gros noyaux ovoïdes et clairs sont situés à des hauteurs variables dans la moitié basale du corps cellulaire. Toute la région supra nucléaire est remplie d'un mucus dense qui réagit à l'APS et se colore par le bleu alcian.

La partie terminale de l'intestin est tapissée d'un épithélium stratifié, haut de 30 μ en moyenne (fig. 33). On y reconnaît une ou deux couches basales de cellules cubiques, à noyaux irréguliers mais assez clairs, et une

Source : MNHN, Paris

couche de grands mucocytes superficiels, régulièrement prismatiques, pourvus de noyaux basaux soit hémisphériques et peu chromophile, soit aplatis en forme de galette et riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est occupée par un produit de sécrétion plus ou moins dense qui réagit vivement à l'APS et dont l'affinité pour le bleu alcian, généralement très forte, présente de nettes variations locales. Il n'existe pas de cellules de Kultschitzky. Le chorion montre les habituelles structures fibreuses et quelques cellules conjonctives banales, mais est dépourvu des nombreux follicules lymphoïdes qui ont été observés dans le colon. La *muscularis mucosæ*, continue et bien individualisée, est formée de fibres internes circulaires et de fibres externes longitudinales. A proximité de la partie antérieure du sphincter anal, la couche superficielle de l'épithélium devient pseudo-stratifiée et haute de 50 à 60 μ. On y voit de nombreuses mitoses. Les mucocytes, tassés les uns contre les autres, affectent des formes variées. L'extrémité apicale de chacun d'eux est remplie de grains de sécrétion denses, mais on en rencontre également, groupés en petites masses sphériques, à différents niveaux.

Dans sa partie postérieure, la vessie est revêtue d'un épithélium analogue à celui de l'urodaeum. Plus loin, les cellules s'aplatissent, probablement sous un effet mécanique; les noyaux ont souvent une forme de galette et la cellule est plus large que haute, mais le produit de sécrétion est toujours abondant et garde ses propriétés histochimiques.

Les glandes cloacales sont formées d'un petit nombre de tubes légèrement sinueux, mais non ramifiés, qui débouchent aux deux extrémités latérales du tiers cranial du proctodaeum et s'allongent ensuite le long des faces latérales de l'urodaeum, sans atteindre le niveau du tubercule génital. Le diamètre maximal de ces tubes glandulaires varie de 300 à 600 μ et ils sont revêtus de cellules muqueuses prismatiques, hautes de 50 à 70 μ, à noyaux basaux ovoïdes ou hémisphériques, assez pauvres en chromatine. Le produit de sécrétion, très abondant, réagit fortement à l'APS, retient le bleu alcian et la réaction métachromatique est de type γ. La tétrazoréaction et la recherche des protides sulfhydrilés y donnent des résultats entièrement négatifs.

Osawa (1897) considère que les deux formations sphériques, situées de part et d'autre des faces ventro-latérales du proctodaeum, correspondent à des glandes de type sébacé. Elles comportent un parenchyme divisé en lobules par des cloisons conjonctives et un conduit excréteur qui représente une invagination ramifiée de l'épiderme. Chaque lobule est constitué d'une couche basale et d'un important massif de cellules polyédriques, l'évolution holocrine se faisant de la couche basale vers l'axe du lobule. Les cellules basales sont cubiques, hautes de 7 à 10 μ, à noyaux centraux soit sphériques, soit légèrement irréguliers. Les cytoplasmes sont hyalins ou contiennent de rares grains ou petites mottes d'un produit de sécrétion acidophile. Le massif de cellules polyédriques est composé d'éléments d'environ 15 μ de diamètre qui s'aplatissent plus ou moins par pression réciproque vers le centre des lobules. Les noyaux, sphériques dans les zones proches de la couche basale, sont nettement allongés dans les régions centrales où ils atteignent 10 × 4 μ. Dans l'ensemble, leur richesse en chromatine est grande dès la couche basale. Les cytoplasmes contiennent des grains et des mottes d'un produit acidophile; ces grains sont doués d'une tendance

Source : MNHN, Paris

nette à la confluence, si bien que la taille des mottes augmente vers le centre des lobules. Au total, l'abondance du produit de sécrétion n'est pas considérable.

Dans les régions proches de l'axe du lobule et du conduit excréteur, la plupart des cellules, qui ont conservé leur forme polyédrique, sont pourvues de noyaux pycnotiques. Le produit de sécrétion se présente toujours en mottes assez volumineuses et irrégulières, très faiblement acidophiles, certains des aspects observés sur coupe correspondant de toute évidence, à des artéfacts de fixation. Les conduits excréteurs des deux individus examinés étaient vides de produit de sécrétion, leur lumière étant pratiquement virtuelle, sauf à proximité de l'orifice cutané. Celui-ci est situé à l'extrémité latérale de la fente cloacale.

Sphenodon punctatus (1 mâle à l'extrême début de l'activité sexuelle).

Le cloaque du mâle ressemble beaucoup à celui de la femelle et est également dépourvu de toute trace d'hémipénis; toutefois, l'urodaeum est un peu moins profond. Les papilles uro-génitales sont un peu plus petites que les tubercules génitaux de la femelle, mais elles sont situées au même emplacement. L'uretère et le canal déférent débouchent à proximité l'un de l'autre, mais séparément. Les glandes cloacales ont la même disposition et la même forme chez les deux sexes, par contre les glandes « sébacées » du mâle sont nettement plus développées et leur diamètre atteint 8 mm.

D'un point de vue histologique, il n'existe pas de différences significatives entre les deux individus que nous avons examinés.

A proximité du cloaque, le canal déférent, dont le diamètre est voisin de 300 μ, est tapissé d'un épithélium irrégulier, pourvu de petits festons

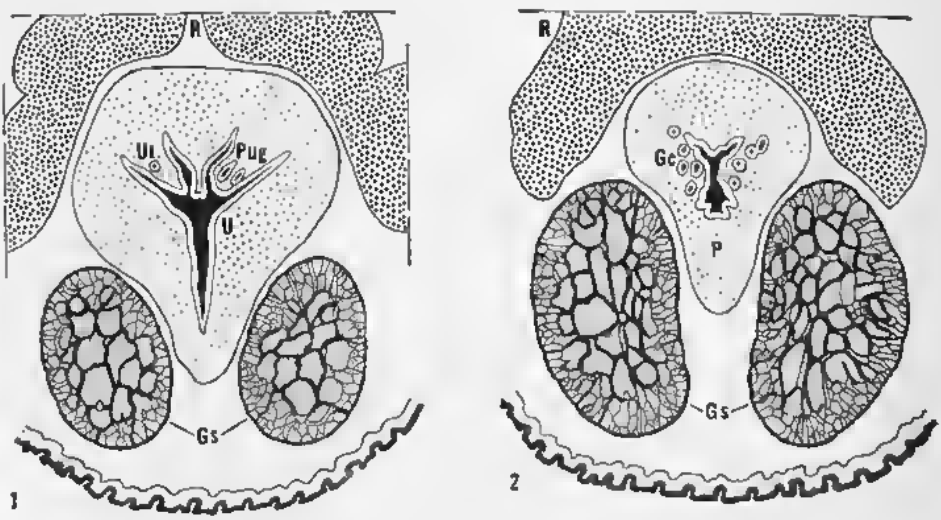


FIG. 111. — *Sphenodon punctatus*, mâle.

1 – Coupe transversale, au niveau de la papille uro-génitale.
2 – Coupe transversale, au niveau de la partie moyenne du proctodaeum.
Remarquer la glande « sébacée » plus développée que chez la femelle.

Source : MNHN, Paris

sans support conjonctif. De ce fait sa hauteur varie de 25 à 50 μ. Entre les festons, on distingue une couche de petites cellules basales cubiques, à noyaux ratatinés et très riches en chromatine et une couche superficielle de cellules prismatiques, à noyaux basaux, ovoïdes et clairs, allongés dans le sens de la hauteur. Au niveau des festons, la couche basale est discontinue et les cellules superficielles deviennent pseudo-stratifiées. Les noyaux, très allongés, sont situés à des hauteurs variables et certains d'entre eux sont riches en chromatine. Dans tous les cas, les cytoplasmes des cellules prismatiques sont clairs et, outre des grains de glycogène irrégulièrement répartis, on ne trouve qu'une très petite quantité de mucus à l'extrémité toute apicale des corps cellulaires.

Source : MNHN, Paris

GEKKOTA

L'infra-ordre des Gekkota rassemble, à côté de l'importante famille des Gekkonidés, homogène et ubiquiste, deux petites familles à répartition géographique très limitée : les Pygopodidés, lézards plus ou moins apodes mais non fouisseurs, d'Australie et de Nouvelle-Guinée, et les Xantusidés, petites espèces lacertiformes du Sud-Ouest de l'Amérique du Nord.

GEKKONIDÆ

GEKKONIDÆ FEMELLES

Coleonyx variegatus (1 femelle entre l'ovulation et la ponte).

Anatomiquement, le cloaque est caractérisé par un urodaeum très long et largement bifide. Chaque tube vaginal débouche au sommet d'un tubercule génital très gros et saillant, situé à la partie postérieure de chacun des diverticules de l'urodaeum, en position dorsale. Les papilles urinaires, saillantes et bien individualisées, sont proches l'une de l'autre et placées à la face dorsale du tiers cranial de l'urodaeum, non encore bifide à cet emplacement; elles sont donc assez éloignées de l'orifice génital. La vessie est simplement ébauchée.

Du point de vue histologique, on peut distinguer 3 régions différentes dans le revêtement épithélial du cloaque : un épithélium malpighien kératinisé, à la partie caudale du proctodaeum (fig. 5), un épithélium muqueux bistratifié, sur la partie moyenne et cranio-ventrale du proctodaeum, ainsi que sur toute la région anale, enfin l'épithélium plus ou moins hypertrophié de l'urodaeum qui varie en fonction du stade du cycle sexuel (fig. 12).

L'épithélium malpighien kératinisé est haut de 30 à 40 μ au niveau des lèvres du cloaque et son épaisseur diminue progressivement dans le proctodaeum, pour atteindre moins de 20 μ à l'endroit où il s'arrête. On y distingue, comme dans l'épiderme, une couche basale de cellules prismatiques, à noyaux clairs allongés dans le sens de la hauteur, puis plusieurs

Source : MNHN, Paris

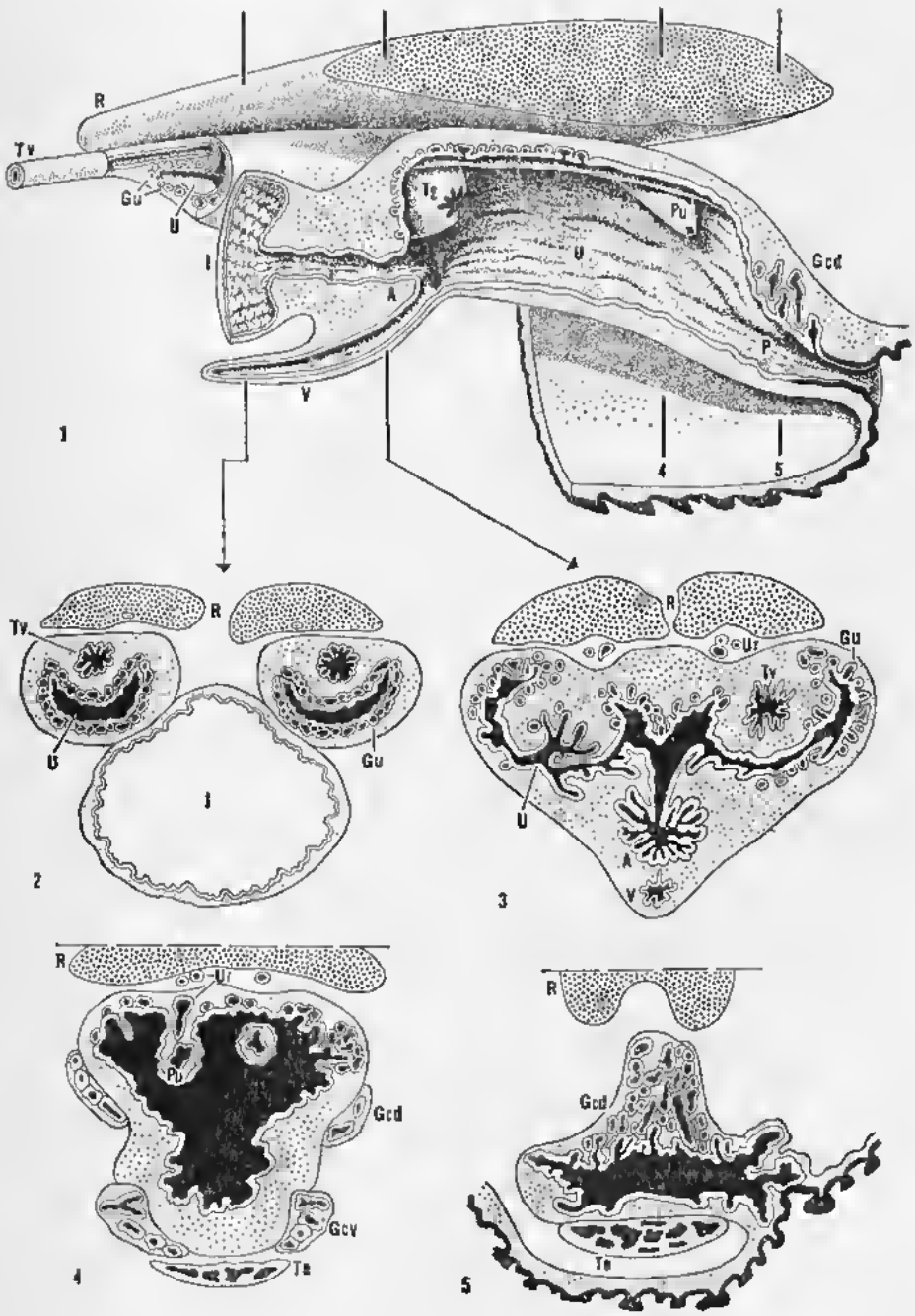


FIG. IV. — *Coleonyx variegatus*, femelle.

1 – Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal. Comparer avec la figure II.

2 à 5 – Coupes transversales, aux niveaux indiqués par les flèches (2 et 3), ou par un rappel (4 et 5). Remarquer le sinus génital bifide et le grand développement des glandes urodéales.

Source : MNHN, Paris

couches de cellules moins hautes; celles-ci, cubiques tout d'abord, s'aplatissent de plus en plus en s'approchant de la surface, tout comme leurs noyaux qui diminuent de volume, s'enrichissent en chromatine, puis deviennent franchement pycnotiques. Toutefois, la kératinisation ne va pas jusqu'à la formation d'un cornéum comparable à celui de l'épiderme et les cellules de la couche superficielle desquament individuellement à un stade où le noyau est encore plus ou moins discernable. Bien entendu cette zone est riche en protides sulfhydrilés.

Toute la partie moyenne du proctodaeum, ainsi que la région cranio-ventrale, sont revêtues d'un épithélium muqueux, haut de 20 à 25 μ et régulièrement bistratifié. La couche basale est constituée de cellules prismatiques, à noyaux ovoïdes, parfois légèrement plissés mais pauvres en chromatine. Les cytoplasmes sont clairs et peu abondants. Morphologiquement, la couche superficielle ne diffère guère de la précédente; toutefois, l'extrémité apicale des cellules contient, en petite quantité, un mucus dense. Cet épithélium se modifie progressivement sur la face ventrale du cloaque. Les cellules de la couche basale deviennent cubiques ou légèrement aplaties, tandis qu'au contraire les éléments de la couche superficielle augmentent de hauteur et prennent l'aspect de mucocytes prismatiques, de 14 × 4 μ en moyenne, à noyaux basaux parfois sphériques et clairs, parfois ratatinés et très riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie de mucus.

Le revêtement de l'urodaeum est constitué par un épithélium haut de 30 à 35 μ où l'on reconnaît 3 à 4 couches cellulaires bien différentes. Les cellules de la couche basale sont cubiques ou plus ou moins aplaties, avec un noyau de forme irrégulière, mais clair. La deuxième couche est formée d'éléments polyédriques de 10 × 13 μ en moyenne, à noyaux centraux également irréguliers et clairs. Les cytoplasmes contiennent une petite quantité de mucine répartie régulièrement au sein du corps cellulaire. L'aspect des cellules de la ou des deux couches superficielles varie selon le stade de leur évolution. Elles peuvent être assez semblables aux éléments de la deuxième assise, ou bien nettement plus petites, entièrement remplies d'un mucus dense et pourvues de noyaux plus ou moins pycnotiques. Leur forme reste cependant polyédrique.

Sur presque toute la superficie de l'urodaeum, mais plus nombreuses au fond des diverticules latéraux, des glandes tubuleuses peu ramifiées remplissent le chorion (fig. 12). Ce sont des tubes allongés, d'un diamètre de 50 à 60 μ, revêtus intérieurement d'un épithélium muqueux simple. Les cellules qui le composent sont cubiques ou prismatiques, hautes de 12 à 18 μ, avec un noyau basal aplati et un cytoplasme littéralement rempli d'un mucus dense. Ces glandes tubuleuses débouchent dans les replis de l'urodaeum par de nombreux petits pertuis étroits, sans canal excréteur individualisé. Dans certains cas, cet épithélium muqueux se différencie directement au fond des replis les plus profonds de l'urodaeum.

Toutes les mucines dont nous venons de signaler la présence dans le cloaque présentent les mêmes particularités histochimiques et correspondent à des mucopolysaccharides plus ou moins acides. En effet, elles retiennent intensément le bleu alcian de la méthode de Mowry ainsi que la fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable et réagissent fortement à l'APS. Par contre, la tétrazoréaction et la méthode au ferricyanure ferrique, avec ou sans réduction, donnent des résultats négatifs ou très faiblement positifs.

Source : MNHN, Paris

Dans sa partie postérieure, insérée dans les enveloppes musculaires du cloaque, le conduit vaginal se présente sous la forme d'un tube cylindrique d'un diamètre moyen de 500 μ environ (fig. 23). L'épithélium de revêtement qui dessine dans la lumière de longues indentations régulières à support conjonctif central, est simple et haut de 15 à 20 μ. Il est constitué en majeure partie de cellules ciliées, à cytoplasme clair et gros noyau ovoïde pauvre en chromatine, situé à des hauteurs variables dans la moitié basale; on rencontre également des cellules muqueuses, moins nombreuses et généralement encastrées entre les précédentes, à noyau toujours basal et souvent plus petit et légèrement plus riche en chromatine que celui des cellules ciliées. Le produit de sécrétion des cellules muqueuses, peu abondant, est un mucopolysaccharide plus ou moins acide. Ces caractères restent constants jusqu'à l'extrémité du tubercule génital où apparaît l'épithélium stratifié qui tapisse l'urodaeum.

L'uretère, généralement ovale sur coupe, est recouvert d'un épithélium simple, constitué de cellules polyédriques hautes de 15 à 18 μ. Les noyaux, situés dans le tiers basal de la cellule, sont de forme irrégulière, parfois ratatinés et riches en chromatine. Tout le corps cellulaire, y compris la région infranucléaire, est rempli de granulations denses qui présentent les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides. De place en place, on rencontre de rares cellules claires, de même forme que les précédentes, mais à noyaux légèrement plus gros et souvent moins chromophiles. A l'intérieur de la papille urinaire, l'épithélium de l'uretère devient pseudo-stratifié. Le noyau des mucocytes est franchement basal, tantôt chromophile et en forme de coin à pointe dirigée vers le bas, tantôt au contraire ovoïde et clair. Cette irrégularité de la forme et de la taille des noyaux se retrouve au niveau des cellules basales; d'abord rares, celles-ci forment une couche continue vers l'extrémité postérieure de l'uretère. Les cytoplasmes, peu abondants, sont clairs, mais une petite quantité de mucine apparaît dans certaines cellules, plus grandes et en cours de développement.

Au niveau de l'orifice vésical, des cellules ciliées, à cytoplasme clair et noyaux ovoïdes centraux, apparaissent dans l'épithélium muqueux bistratifié qui tapisse la région anale (fig. 38). Plus loin, leur nombre devient à peu près égal à celui des cellules muqueuses et l'épithélium revêt un aspect pseudo-stratifié, les cellules de la couche basale étant beaucoup moins nombreuses et souvent aplaties.

Le segment terminal du gros intestin comporte une muqueuse, une musculeuse et une séreuse (fig. 34). Dans la muqueuse, l'épithélium est, selon les régions, simple ou pseudo-stratifié. Dans le premier cas, sa hauteur varie entre 35 et 40 μ et on y rencontre 2 catégories cellulaires: d'une part, des mucocytes caractérisés par un noyau le plus souvent basal, parfois central, d'environ 7 × 2,5 μ, et par un corps cellulaire en forme de fuseau ou de poire, le pôle apical affleurant à la surface de l'épithélium; d'autre part, encastrées entre les mucocytes, des cellules prismatiques, pourvues de noyaux centraux, ovoïdes, d'environ 12 × 3 μ à grand axe parallèle à la hauteur des cellules; le cytoplasme supranucléaire est finement grenu et ne comporte pas de différenciation apicale. Par endroit, il existe une couche basale de cellules cubiques ou aplaties, pauvres en cytoplasme. Le produit de sécrétion des cellules muqueuses présente tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides moyennement acides. Les fines granulations des cellules prismatiques réagissent légèrement à l'APS. Dans

Source : MNHN, Paris

les deux catégories cellulaires, la tétrazoréaction et la méthode au ferricyanure ferrique, avec ou sans réduction, donnent des résultats négatifs. De place en place, mais rares, existent des cellules claires dont l'interprétation nécessiterait la mise en œuvre des méthodes de détection histochimiques des polyphénols.

Une membrane basale sépare l'épithélium d'un chorion assez dense, riche en fibres et cellules mais ne présentant pas de *muscularis mucosæ* nette. Extérieurement, il existe une musculeuse circulaire interne et une musculeuse longitudinale externe, la séparation entre les deux couches étant indiquée de façon très nette par le cheminement des vaisseaux. La séreuse est endothéliforme et ne présente aucune particularité. Par place, on trouve dans le chorion de petites accumulations de lymphocytes.

Les glandes cloacales, modérément développées, sont constituées par de longs tubes contournés et assez peu ramifiés, d'un diamètre moyen de 100 μ, qui entourent plus ou moins le proctodaeum sur ses faces ventrales et latérales et débouchent directement dans sa partie postérieure. L'épithélium glandulaire, haut de 20 à 30 μ, est pseudo-stratifié et visiblement à un stade intermédiaire, soit en cours de développement, soit en cours d'involution. Les noyaux sont ovoïdes, mais non turgescents, assez riches en chromatine et plus ou moins centraux; les cellules sont de taille variable, ovoïdes ou prismatiques, sans qu'il y ait de différence constante entre les éléments développés en surface ou en profondeur — à l'exception évidemment du fin pédoncule qui relie les premiers à la basale. On trouve en petite quantité dans le cytoplasme, à côté de grains de glycogène, de fines granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS mais non au bleu alcian; la méthode au ferricyanure ferrique ne donne des résultats légèrement positifs qu'après réduction.

Un tissu érectile bien caractéristique, formé de pelotons d'artérioles entourées d'une trame peu épaisse de tissu conjonctif, s'insère dans les masses musculaires de la région ventrale du cloaque, au niveau du tiers antérieur du proctodaeum. La forme générale de cette structure est celle d'une lentille ovoïde, allongée transversalement, à face concave tournée vers le cloaque, la face convexe étant grossièrement parallèle à la peau de la région ventrale, en avant des écailles anales.

Des rudiments d'hémipénis sont aisément visibles, au niveau des deux extrémités latérales de la fente cloacale, sous forme de profondes invaginations cutanées revêtues d'un épithélium malpighien kératinisé.

A proximité immédiate des hémipénis se trouvent les sacs postanaux, bien connus des anatomistes. Paires et symétriques, ces formations représentent des invaginations du tégument, tapissées d'un épithélium mince, de type stratifié, comportant de deux à trois couches de cellules. L'assise basale est faite de cellules cubiques dont les caractères histologiques ne diffèrent pas de ceux du *stratum basale* de l'épiderme. On ne rencontre pas de *stratum intermedium* net et l'assise superficielle porte une mince pellicule apicale dont les caractères histologiques sont ceux de la kératine; il y a lieu de signaler, en particulier, l'acidophilie dans les conditions techniques des méthodes dites générales. Cet épithélium est séparé, par une membrane basale pourvue de tous les caractères de la membrane dermique, d'un conjonctif mince, riche en fibres collagènes, qui se continue sans limites nettes avec le tissu de soutien de la queue.

Source : MNHN, Paris

Gehydra variegata (1 femelle nettement avant l'accouplement).

L'anatomie macroscopique et microscopique du cloaque de *Gehydra variegata* correspond presque point par point à celle de *Coleonyx variegatus* et présente seulement des différences minimes, dues au moins en partie à ce que les individus se trouvent à un stade différent du cycle sexuel. L'épithélium de l'urodaeum est nettement moins haut et les cellules des couches moyennes, plus petites, ne contiennent presque pas de mucines. Les glandes urodéales sont beaucoup moins nombreuses et encore très peu développées. Des labrocytes, abondants dans tout le cloaque, forment une couche presque continue au niveau du tiers basal de l'épithélium urodéal.

D'autre part, les glandes cloacales sont formées de tubes moins nombreux, mais plus ramifiés et qui s'étendent sur la face dorsale du proctodaeum. L'épithélium glandulaire est visiblement en cours de développement et se festonne. Les cellules sont nettement plus grandes que chez *Coleonyx*, la pseudo-stratification est moins nette et, si le cytoplasme réagit légèrement à l'APS, on ne distingue pas de grains de sécrétion individualisés. Enfin, le tissu érectile est un peu moins volumineux.

Heteronota binoei (2 femelles nettement avant l'accouplement).

Anatomiquement, le cloaque de *Heteronota binoei* ne diffère de celui de *Coleonyx variegatus* que par un développement légèrement supérieur de l'urodaeum, extrêmement long et bifide. Du point de vue histologique, si le revêtement épithélial de la plus grande partie du cloaque correspond au type déjà décrit (fig. 11), l'épithélium de l'urodaeum est tout à fait particulier. Haut de 70 à 120 µ, il est constitué de 7 à 12 assises cellulaires superposées (fig. 13). Les cellules de la couche basale sont cubiques, tassées les unes contre les autres. Après une couche de transition, on arrive à 4 ou 5 assises de grandes cellules imbriquées dont l'aspect rappelle celui d'un parenchyme végétal. Vers la surface, les cellules s'aplatissent rapidement et la couche superficielle, discontinue, est visiblement en dégénérescence et s'exfolie. Les noyaux, relativement petits et riches en chromatine dans la couche basale, deviennent turgescents et clairs dans les 2 ou 3 couches suivantes puis, dès le milieu de l'épithélium, ils commencent à se contracter et ils ont atteint un stade de pycnose avancée dans les petites cellules superficielles aplaties. Le cytoplasme des grandes cellules polyédriques présente un aspect spongiocytaire net après les colorations trichromiques usuelles ou après la réaction à l'APS, mais cet aspect est beaucoup moins manifeste après recherche des protides sulfhydrilés totaux; en effet, la plupart des « vacuoles » contiennent un produit modérément pourvu de protides à groupement cystine. Au fond des replis de l'épithélium urodéal, et pénétrant dans le chorion sous-jacent, on trouve des glandes muqueuses tubulaires tout à fait semblables à celles qui ont été décrites chez *Coleonyx variegatus*.

Les glandes cloacales sont apparemment involuées. D'un diamètre moyen de 80 µ, les tubes sont revêtus d'un épithélium pseudo-stratifié haut de 25 µ et constitué de petites cellules souvent ovoïdes, à noyau ratatiné et riche en chromatine. Quelques zones cytoplasmiques réagissent à l'APS, mais il n'y a pas de produit de sécrétion figuré. Le tissu érectile

Source : MNHN, Paris

est très nettement moins développé que chez *Coleonyx*; il est constitué de vaisseaux plus larges et beaucoup moins pelotonnés.

Hoplodactylus pacificus (1 femelle juste avant, 1 femelle juste après l'ovulation).

En dehors de l'absence complète de vessie, le cloaque de *Hoplodactylus pacificus* ne diffère pas, d'un point de vue anatomique, de celui des autres Gekkonidés étudiés ici.

Il n'en va pas de même en ce qui concerne l'histologie. L'épithélium stratifié kératinisé de la partie caudale du proctodaeum est plus haut que d'ordinaire (40 à 60 μ) et les cellules correspondant au *stratum granulosum* de l'épiderme contiennent souvent une quantité notable de mucopolysaccharides acides. Ces deux caractères se retrouvent dans la muqueuse malpighienne, puis dans l'épithélium muqueux bistratifié qui recouvrent le reste du proctodaeum et la région ventrale du cloaque et dont beaucoup de cellules sont riches en mucus dès la couche moyenne ou basale; par contre, une assise continue de mucocytes superficiels ne se différencie qu'au niveau du sphincter anal.

L'épithélium de l'urodaeum atteint 150 à 200 μ de haut au fond des deux diverticules latéraux. Son aspect n'est pas sans rappeler celui de son homologue chez *Heteronota binoei*, mais les couches profondes composées de petits éléments cubiques sont plus nombreuses, les grandes cellules polyédriques, à cytoplasme d'apparence spongiocytaire et contenant une quantité notable de mucines, vont jusqu'à la surface et il n'y a pas, aux stades étudiés, de desquamation superficielle (fig. 14). Du fond des replis de l'urodaeum partent des glandes muqueuses tubuleuses du type habituel.

Les glandes cloacales, très développées, sont individualisées en une volumineuse paire ventrale et une petite glande dorsale en Y, à pointe caudale, si bien que sur coupes transversales on distingue tout d'abord une petite masse dorsale puis, plus près de l'orifice cloacal, deux petites glandes latéro-dorsales.

Dans les glandes ventrales, les tubes glandulaires, d'un diamètre de 90 à 130 μ, sont revêtus d'un épithélium simple, constitué par de grandes cellules prismatiques de 25 à 30 μ sur 4,5 à 5,5 μ; les noyaux, situés à l'extrémité basale, sont cubiques ou prismatiques, atteignant parfois 8 μ de haut, et assez riches en chromatine, avec un gros nucléole central. Toutes les cellules contiennent de fines granulations cyanophiles réagissant à l'APS mais non au bleu alcian. Dans quelques éléments on distingue, en abondance variable, des grains de sécrétion plus gros qui présentent les mêmes affinités tinctoriales et caractères histochimiques que les précédents mais, en outre, retiennent le bleu alcian. Dans la majorité des cellules il existe, soit au-dessous, soit au-dessus du noyau, de petites mottes réagissant peu à l'APS mais retenant fortement la fuchsine-paraldéhyde sans oxydation préalable et le bleu alcian de la méthode de Mowry (fig. 48).

Les glandes dorsales sont nettement moins développées. Le diamètre des tubes ne dépasse pas 50 μ et la hauteur de l'épithélium est de 10 à 12 μ. Les noyaux, toujours basaux, sont ovoïdes ou sphériques et moins riches en chromatine. Mais les produits de sécrétion sont identiques, on retrouve les petites mottes périnucléaires et, de toute évidence, les glandes ventrales et dorsales appartiennent au même type.

Source : MNHN, Paris

Phelsuma madagascarensis (1 femelle à un stade de faible activité sexuelle).

La vessie est petite, mais nette et on y trouve quelques cellules ciliées. A cela près, le cloaque de cette espèce ne présente pas de particularités anatomiques notables.

La partie craniale du proctodaeum et la région dorsale du cloaque sont revêtues de l'habituel épithélium muqueux bistratifié, la couche de mucocytes superficiels étant parfois très haute.

L'épithélium urodéal présente un aspect assez particulier. Il existe une couche basale discontinue de cellules cubiques assez pauvres en cytoplasme, remplacées ou surmontées par des éléments prismatiques dont la région supranucléaire contient une petite quantité d'un mucopolysaccharide acide. Dans les deux cas, les noyaux sont assez grands, sphériques ou ovoïdes, modérément riches en chromatine. Les 5 ou 6 couches suivantes sont constituées de grandes cellules polyédriques, littéralement bourrées d'un produit réagissant à l'APS et au bleu alcian. Les noyaux, ratatinés et chromophiles tout d'abord, deviennent ensuite aplatis en galette et plus ou moins pycnotiques. La couche superficielle est composée de cellules très aplaties, à noyaux pycnotiques, qui semblent ne desquamer qu'après avoir rejeté la presque totalité de leur produit de sécrétion dans la lumière.

Les glandes cloacales sont formées de 2 masses ventrales et d'une série de tubes glandulaires dorsaux dont les plus latéraux, nettement plus longs que les autres, se réunissent en 2 petites masses latéro-dorsales. Dans tous les cas, la lumière des tubes est assez large et la hauteur de l'épithélium ne dépasse pas 12 à 18 μ. Simple ou pseudo-stratifié, il est constitué de cellules plus ou moins prismatiques dont les noyaux, ratatinés et chromophiles, mais non pycnotiques, sont situés en majorité dans la région apicale. Les cytoplasmes sont souvent alvéolaires et on y trouve, en quantité modérée, des granulations cyanophiles réagissant à l'APS et au bleu alcian.

Tarentola mauritanica (2 femelles au repos sexuel complet).

Chez ces deux spécimens, au repos sexuel complet, le revêtement épithélial de l'urodaeum ne diffère guère de celui du reste du cloaque; il s'agit d'un épithélium muqueux bistratifié dont la couche de mucocytes superficiels est simplement un peu plus haute qu'ailleurs. Les glandes urodéales sont présentes, mais extrêmement réduites et leur lumière est parfois virtuelle.

Bien qu'extrêmement involuées, les glandes cloacales sont encore individualisées en 2 masses ventrales et 2 masses latéro-dorsales, toutes assez petites et d'importance égale. La hauteur de l'épithélium glandulaire varie de 25 à 35 μ. Pseudo-stratifié et parfois festonné, il est constitué de cellules plus ou moins prismatiques, à noyaux très pauvres en chromatine, ovoïdes ou étirés dans le sens de la hauteur et situés dans des positions variables. Les cytoplasmes sont clairs et relativement peu abondants. On distingue, assez fréquemment, quelques grains de sécrétion cyanophiles réagissant à l'APS et au bleu alcian.

Source : MNHN, Paris

GEKKONIDÆ MALES

Coleonyx variegatus (2 mâles en activité sexuelle).

Le cloaque du mâle diffère essentiellement de celui de la femelle par le développement bien moindre de l'urodaeum et par la présence de deux gros hémipénis situés à la base de la queue. De chaque côté, les voies génitales et urinaires débouchent dans l'urodaeum par un orifice unique, au sommet d'une papille uro-génitale. Celle-ci est située en position dorso-latérale. Les sacs post anaux sont comparables à ceux des femelles, mais nettement plus développés.

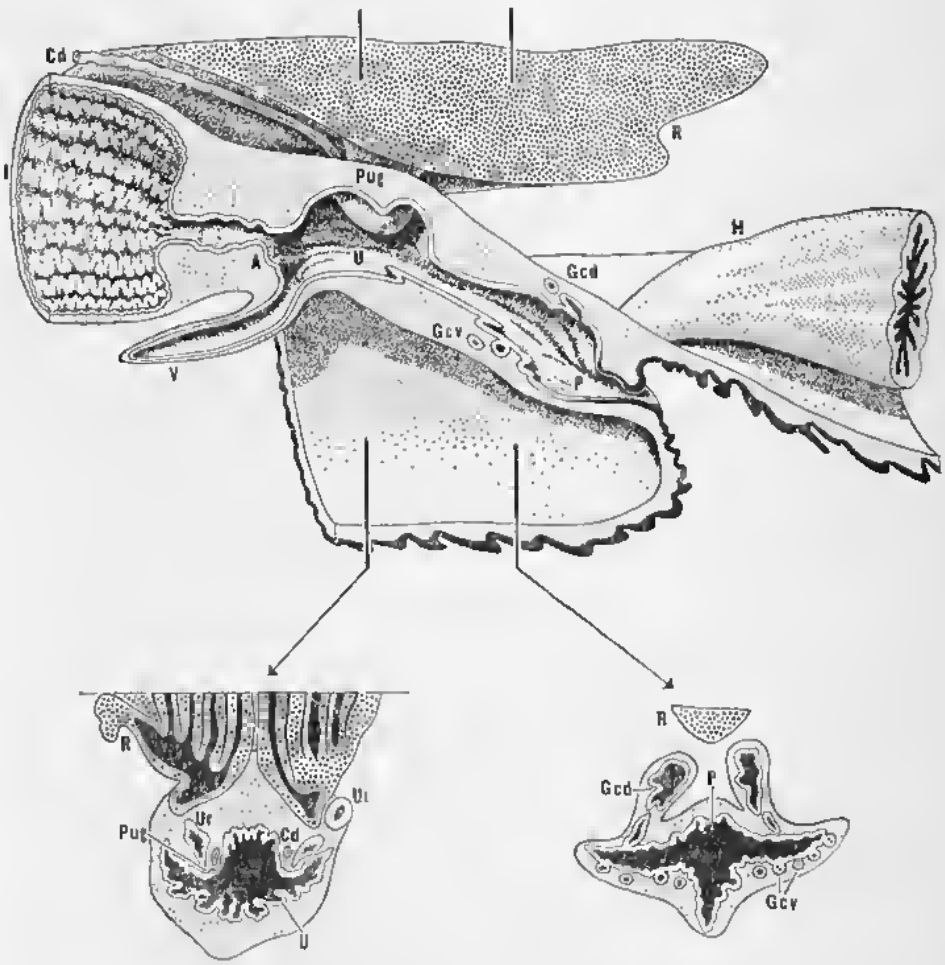


FIG. V. — *Coleonyx variegatus*, mâle.

1 – Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal. Comparer avec la figure IV.

2 et 3 – Coupes transversales, aux niveaux indiqués par les flèches.

Remarquer l'hypertrophie des canaux excréteurs du rein et de l'uretère.

Source : MNHN, Paris

A la partie postérieure du proctodaeum, l'épithélium malpighien kératinisé est identique à celui des femelles. Après une courte zone de transition, correspondant à une muqueuse malpighienne d'épaisseur décroissante, le reste du cloaque est recouvert d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 12 à 16 μ. On y distingue une couche de cellules basales cubiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux irréguliers et assez riches en chromatine et une couche superficielle de cellules prismatiques dont la zone toute apicale est remplie par un mucopolysaccharide acide. Les noyaux de ces éléments sont tantôt ovoïdes et assez clairs, tantôt très allongés dans le sens de la hauteur et chromophiles. Il n'y a pas de glandes urodéales.

Dans sa partie moyenne le canal déférent, bourré de spermatozoïdes, est très dilaté et son épithélium revêt un aspect syncitial. Le diamètre du canal déférent diminue régulièrement en s'approchant du cloaque (fig. 45). Juste avant la papille uro-génitale, il est compris entre 150 et 200 μ; l'épithélium devient pseudo-stratifié et dessine dans la lumière des languettes dépourvues d'axe conjonctif. Les cellules sont de forme très variable, les cytoplasmes sont clairs et peu abondants, les noyaux ovoïdes ou sphériques et pauvres en chromatine, sauf à l'extrémité des languettes où ils deviennent allongés et chromophiles.

Du point de vue histologique, il n'existe pas, chez les mâles, d'uretère comparable à celui qui a été décrit chez les femelles. En effet, les tubes collecteurs du rein, puis le canal excréteur, participent à l'hypertrophie du segment sexuel jusqu'à la base de la papille uro-génitale. Celle-ci est revêtue intérieurement d'un épithélium muqueux bistratifié, analogue à celui de l'urodaeum. La partie terminale de l'intestin et la vessie présentent un aspect identique à celui qui a été décrit chez les femelles.

Les glandes cloacales ventrales et dorsales diffèrent les unes des autres chez les mâles. Au tiers caudal du proctodaeum, à peu près à l'endroit où commence la muqueuse malpighienne, prennent naissance une douzaine de glandes tubuleuses, non ramifiées et peu contournées. D'un diamètre variant de 60 à 120 μ, ces tubes s'allongent le long de la face ventrale du proctodaeum. Ils sont intérieurement tapissés d'un épithélium pseudo-stratifié formé de cellules prismatiques dont les noyaux, irréguliers et riches en chromatine, sont situés à des emplacements variés. Presque tout le cytoplasme de ces cellules est occupé par de gros grains de sécrétion cyanophiles qui réagissent fortement à l'APS mais ne retiennent pas le bleu alcian et où la recherche des protides sulfhydrilés donne des résultats entièrement négatifs.

A la partie dorso-caudale du proctodaeum, de nombreuses cryptes ressemblent beaucoup aux glandes tubuleuses ventrales, mais elles se terminent très vite. Seules 4 d'entre elles, en position latéro-dorsale (2 à droite et 2 à gauche), se prolongent. Elles s'élargissent bientôt en sacs allongés, d'un diamètre de 200 à 300 μ et leur épithélium, tout d'abord identique à celui qui a été décrit, change de nature. Pseudo-stratifié, très irrégulier, il est constitué d'une série d'arborescences apparemment dépourvues d'axe conjonctif. Les cellules sont de taille et de forme irrégulières, les noyaux sont plus ou moins allongés et situés en positions variées. Beaucoup d'entre eux sont franchement involués ou même pycnotiques. Le produit de sécrétion se présente sous deux formes : de gros grains

Source : MNHN, Paris

sphériques, érythrophiles, pas très abondants et, à peu près dans chaque cellule, une grosse flaque orangéophile dont le diamètre peut atteindre 7 à 8 μ. Dans les deux cas les réactions histochimiques mises en œuvre donnent des résultats entièrement négatifs, aussi bien en ce qui concerne la recherche des glucides que celle des protides sulfhydrilés et des amino-acides aromatiques.

Le tissu érectile présente la même forme et la même localisation que chez les femelles, mais son volume est bien moindre.

Comme chez tous les Squamata, l'hémipénis de *Coleonyx variegatus* est situé à la base de la queue. A l'état invaginé, il se présente sous la forme d'un sac allongé dans le sens cranio-caudal, pourvu de nombreux replis; la lumière de ce sac correspond évidemment à la surface de l'organe lorsque celui-ci est dévaginé.

Parmi les couches dont est composée la paroi de l'hémipénis, la musculeuse ne présente aucune particularité à retenir ici. Le chorion, assez riche en structures fibreuses, comporte également un nombre appréciable de cellules, parmi lesquelles il y a lieu de signaler surtout des labrocytes (basophiles tissulaires), très faciles à identifier en raison de leurs affinités tinctoriales et caractères histochimiques. Contrairement au chorion de l'épiderme, celui des hémipénis est très pauvre en mélanophores dendritiques. Quant à l'épithélium, ses caractères diffèrent selon que l'on envisage le segment basal (racine), proche de l'attache cutanée, ou le corps de cet organe.

La racine de l'hémipénis est recouverte d'un épithélium pavimenteux stratifié dont les caractères sont assez proches de ceux de l'épiderme banal. Une couche basale, faite de cellules cubiques, à noyaux sphériques ou ovoïdes, est surmontée de plusieurs couches de cellules polyédriques et pourvues de tous les caractères des éléments du *stratum spinosum*. Le *stratum intermedium* est net, facilement reconnaissable à ses noyaux en galette, aplatis parallèlement à la surface. Le *stratum corneum* est peu développé et la desquamation se fait assez rapidement pour que des noyaux pycnotiques, mais ayant encore gardé leur basophilie, puissent être identifiés dans les squames cornées détachées de l'épithélium.

Le corps de l'hémipénis est, lui aussi, recouvert d'un épithélium pavimenteux stratifié, mais les caractères histologiques en sont très particuliers (fig. 120). Contrairement au *stratum basale* de l'épiderme, celui du fond des plis épithéliaux est fait de cellules prismatiques, à noyaux sombres et irréguliers, à cytoplasme pourvu d'une petite quantité de ribonucléines histochimiquement décelables et riches en tonofibrilles. Le *stratum spinosum* possède certains des caractères de celui de l'épiderme; ses cellules sont polyédriques, pourvues de tonofibrilles et de ponts intercellulaires, très pauvres en ribonucléines et assez pauvres en protides sulfhydrilés. Mais les noyaux sont remarquables par leur taille plus grande que dans l'épiderme et par l'irrégularité de leurs contours. Les deux assises qui forment ce *stratum spinosum* sont surmontées d'un *stratum intermedium*, à cellules polyédriques déjà aplaties et à noyaux en galette, le caractère granuleux des cytoplasmes n'étant pas très net; les tonofibrilles et ponts intercellulaires caractéristiques des couches sous-jacentes n'existent plus dans cette strate. C'est le très faible développement du *stratum corneum* qui représente la particularité essentielle de cet épithélium; en effet, cette

Source : MNHN, Paris

couche est réduite à une seule assise de cellules très aplaties, les noyaux étant pycnotiques mais encore basophiles. La desquamation se produit à ce stade du cycle de la cellule epithéliale, si bien que les lamelles cornées accumulées dans la lumière du sac hémipénien comportent encore des noyaux identifiables en tant que tels.

Parmi les caractères histochimiques de l'épithélium, il y a lieu de signaler un gradient de ribonucléines comparable à celui de l'épiderme. Les colorations par la gallocyanine montrent la présence d'une petite quantité d'acide ribonucléique dans les cytoplasmes de la couche basale, alors que les couches sus-jacentes n'en contiennent plus trace. Les protides sulfhydrilés décelables sans réduction préalable sont assez pauvrement représentés dans l'épithélium et dans les squames; après réduction, leur recherche donne des résultats fortement positifs dans les squames et dans le *stratum granulosum*, modérément positifs dans les autres strates. Du glycogène existe, en petite quantité, dans le *stratum basale* et dans le *stratum spinosum*; la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs. La réactivité à l'APS des squames pourrait correspondre à l'abondance de certains amino-acides; leur forte réactivité à la tétrazoréaction de Danielli est à mentionner dans le même contexte.

Chez les mâles, les sacs post-anaux sont plus développés que chez les femelles; les caractères histologiques de l'épithélium sont comparables à ceux qui ont été décrits, mais la lumière de l'organe contient, dans certains cas, un produit de sécrétion très abondant dont l'issue, à l'orifice cutané, est nette sur coupes. Ce produit est fortement acidophile et APS-positif; il a une structure grossièrement lamellaire, des grumeaux de forme irrégulière ainsi que des noyaux pycnotiques étant emprisonnés entre les lamelles. Son aspect évoque une desquamation épidermique et incite à la comparaison avec le produit de sécrétion des formations rétrocloacales des Leptotyphlopidés.

Heteronota binoei (1 mâle en activité sexuelle).

Comme chez tous les Gekkonidés mâles examinés, l'anatomie du cloaque est identique à celle qui a été décrite chez *Coleonyx variegatus*.

L'épithélium malpighien kératinisé ne pénètre pas profondément dans le cloaque et, très vite, il est remplacé par un épithélium muqueux bistratifié, haut de 15 à 20 μ. Les cellules de la couche superficielle, à gros noyaux ovoïdes, sont remplies dans leur tiers apical d'un mucus acide formant une couche continue. Dans la moitié antérieure du cloaque, la hauteur de l'épithélium augmente, atteint 20 à 30 μ et des petites mottes de mucus apparaissent dans les cellules des couches profondes.

Le canal déférent, l'uretère et la partie terminale du gros intestin ne présentent pas de particularités notables par rapport à *Coleonyx variegatus*.

Les glandes cloacales, non individualisées, sont formées de tubes plus nombreux et plus sinueux que chez l'espèce précédente. Leur épithélium, haut de 20 à 25 μ, plus ou moins festonné, est pseudo-stratifié. On y trouve, en nombre sensiblement égal mais variant beaucoup d'un emplacement à un autre, deux catégories cellulaires différentes. Les unes, souvent plus allongées, à noyau central et ovoïde, sont pourvues de gros grains de sécrétion cyanophiles qui réagissent fortement à l'APS mais non au bleu alcian. Les autres, souvent plus larges et à noyaux presque sphériques,

Source : MNHN, Paris

contiennent des granulations érythrophiles de taille légèrement plus faible et ne réagissant pas à l'APS. Dans les deux cas, la recherche des protides sulfhydrilés, avec ou sans réduction, et des amino-acides aromatiques donne des résultats négatifs ou très faiblement positifs.

L'hémipénis est tout à fait comparable à celui de *Coleonyx variagatus* ; toutefois, les plis de l'épithélium du corps de l'organe sont nettement plus accentués.

Oedura Lessueri (1 mâle en activité sexuelle).

Il existe une très petite vessie, simple diverticule de l'épithélium cloacale, dépourvu de cellules ciliées.

Les glandes cloacales (fig. 46 et 47) sont très développées, individualisées en une grande paire ventrale et 2 glandes latéro-dorsales, plus petites que les précédentes. L'épithélium des glandes ventrales est simple, haut de 25 à 30 μ et composé de cellules prismatiques, à noyau basal ovoïde ou hémisphérique. Les trois quarts apicaux de chaque cellule sont remplis de grains de sécrétion cyanophiles, individualisés, de taille variable atteignant 1 μ, qui réagissent très fortement à l'APS et ne retiennent pas le bleu alcian. Dans presque toutes les cellules on trouve, à côté des noyaux et les déprimant plus ou moins, des vacuoles sphériques optiquement vides, de taille très variable mais pouvant atteindre 8 μ de diamètre.

Les tubes des glandes latéro-dorsales sont revêtus d'un épithélium simple, haut de 20 à 25 μ, souvent festonné et constitué de cellules prismatiques généralement plus larges que dans la glande ventrale. Les noyaux, situés au pôle basal, sont tantôt turgescents et clairs, avec un gros nucléole sphérique, tantôt rabougris et chromophiles. Toutes les cellules sont remplies de gros grains de sécrétion sphériques et réguliers, de près d'un μ de diamètre, érythrophiles et ne réagissant pas à l'APS.

Hoplodactylus pacificus (2 mâles en activité sexuelle).

Du point de vue anatomique, il y a lieu de signaler que la papille urogénitale est plutôt grosse et que le canal déférent reste assez large jusqu'à sa jonction avec l'uretère, à proximité immédiate de leur orifice commun. Il existe une très petite vessie, dépourvue de cellules ciliées.

Chez cette espèce, les mucocytes prismatiques qui forment la couche superficielle de l'épithélium cloacal sont plus développés que chez les autres Gekkonidés mâles et atteignent une hauteur de 15 à 18 μ.

Les glandes cloacales ventrales sont identiques à celles des femelles. Il n'en est pas de même des glandes dorsales dont l'épithélium est revêtu de cellules prismatiques, un peu moins hautes (15 à 20 μ) que celles des glandes ventrales, mais plus larges, à noyau basal polymorphe et visiblement à des stades divers du cycle sécréteur. Tout le cytoplasme est rempli de grains de sécrétion érythrophiles et réagissant à l'APS. Autour des noyaux, on trouve de petites mottes irrégulières retenant la fuchsine-paraldéhyde mais non le bleu alcian.

Les hémipénis ne présentent pas de particularité notable et les sacs postanaux sont réduits à deux petites invaginations épidermiques.

Source : MNHN, Paris

Phelsuma madagascarensis (1 mâle au début ou à la fin de l'activité sexuelle).

La vessie est de grande taille, tout à fait comparable à celle de nombreux Lacertidés.

Les glandes cloacales se présentent sous la forme de 2 masses ventrales et 2 masses latéro-dorsales. Les glandes ventrales sont très nettement involuées, le diamètre des tubes ne dépasse pas 40 μ et l'épithélium, pseudo-stratifié, est constitué de cellules tassées les unes contre les autres, à noyaux irréguliers, parfois pycnotiques. Le produit de sécrétion est rare et formé de fines granulations cyanophiles, réagissant à l'APS mais non au bleu alcian. L'évolution des glandes latéro-dorsales est légèrement différente. La lumière est large et l'épithélium probablement plus ou moins aplati par rapport au stade d'activité maximale, mais les cellules, prismatiques, sont encore hautes de 12 à 18 μ et larges de 5 à 7. Les noyaux sont basaux, quelquefois sphériques et clairs, le plus souvent aplatis ou coniques et presque pycnotiques. Tout le corps cellulaire est rempli de grains de sécrétion érythrophiles et ne réagissant pas à l'APS qui confluent en mottes orangéophiles dès leur arrivée dans la lumière.

Le segment sexuel du rein est muqueux, mais les tubes collecteurs et les canaux excréteurs sont encore (ou déjà) hypertrophiés, si bien que l'uretère est comparable à celui qui a été décrit chez les Gekkonidés mâles en activité sexuelle.

Les hémipénis sont nettement involués, surtout au niveau du corps de l'organe. L'épithélium est beaucoup moins haut que d'ordinaire et on ne distingue plus que deux assises de cellules polyédriques, pauvres en cytoplasme, à noyaux irréguliers et chromophiles. La desquamation s'effectue à un stade très précoce, avant même l'aplatissement des noyaux et la kératinisation semble se poursuivre dans la lumière. Les sacs post-anaux sont peu développés.

Tarentola mauritanica (2 mâles au repos sexuel).

La vessie est bien développée, moins toutefois que chez *Phelsuma madagascarensis* et possède à la fois des cellules ciliées et des cellules muqueuses.

Bien que les deux animaux soient au repos sexuel complet, l'épithélium muqueux bistratifié qui recouvre la plus grande partie du cloaque est tout à fait comparable à celui qui a été décrit chez les autres espèces.

Anatomiquement, les glandes cloacales sont encore plus involuées que chez *Phelsuma madagascarensis*, mais elles appartiennent visiblement au même type. L'épithélium des glandes ventrales atteint 40 à 50 μ de haut, tout en restant pseudo-stratifié. Il n'y a plus que des traces d'un produit de sécrétion cyanophile et réagissant à l'APS, mais les noyaux, ovoïdes ou allongés dans le sens de la hauteur, sont d'assez grande taille et très pauvres en chromatine. L'épithélium des glandes latéro-dorsales est festonné, la hauteur des cellules est réduite à 8 ou 10 μ. Presque tous les noyaux sont ovoïdes et clairs et, s'il existe encore des grains et mottes d'un produit de sécrétion érythrophile dans la lumière, on n'en rencontre plus que dans de très rares cellules.

Source : MNHN, Paris

L'involution de l'hémipénis est si prononcée, au niveau du corps de l'organe, que l'on a du mal à le distinguer au milieu des tissus conjonctifs et érectiles qui l'entourent. L'épithélium est réduit à une mince couche de cellules très aplaties dont les noyaux, ovoïdes ou en forme de galette, sont assez distants les uns des autres.

A ce stade de repos sexuel complet, les tubes collecteurs et les canaux excréteurs du rein sont muqueux. Il n'y a pas d'uretère unique et bien individualisé, mais les canaux collecteurs présentent le même aspect que l'uretère des femelles; ils sont revêtus d'un épithélium simple, constitué de mucocytes prismatiques hauts de 20 μ en moyenne, à noyau basal ovoïde, légèrement allongé dans le sens de la hauteur.

XANTUSIDÆ

Xantusia henshawi (1 femelle entre l'accouplement et l'ovulation).

Le proctodaeum est large et assez court, l'urodaeum moins long que chez les Gekkonidés et non bifide. Le tubercule génital est assez peu développé, en position latéro-dorsale, proche de l'extrémité antérieure de l'urodaeum, en arrière de l'anus. Il n'y a pas de papille urinaire et l'uretère débouche en arrière et à peu de distance du tubercule génital. La vessie est très réduite.

Le proctodaeum est entièrement recouvert d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 30 à 35 μ. La paroi du reste du cloaque est extrêmement festonnée et s'avance même en véritables arborescences dans la lumière (fig. 15). Le sommet de ces saillies est revêtu d'une muqueuse malpighienne très épaisse, atteignant 40 à 50 μ dans l'urodaeum, un peu moins ailleurs. Au-dessus d'une couche basale de cellules prismatiques, à cytoplasme clair et noyau ovoïde pauvre en chromatine, on distingue un nombre variable d'assises formées d'éléments d'abord cubiques, puis aplatis. Les cytoplasmes contiennent une petite quantité de granulations correspondant à un mucopolysaccharide peu acide, dont l'abondance ne croît pas de la base à la surface. Les noyaux sont souvent plus ou moins aplatis dans les couches supérieures et un peu plus chromophiles, mais ils ne sont pas pycnotiques au moment ou s'accomplit la desquamation. Dans la moitié craniale du cloaque, l'évolution des cellules se poursuit souvent jusqu'à la formation d'une couche superficielle de mucocytes prismatiques, à noyaux basaux très aplatis et riches en chromatine, toute la région supranucléaire étant remplie d'un mucopolysaccharide acide.

Dans les replis de l'urodaeum se différencie un épithélium simple, formé de cellules muqueuses cubiques, à noyaux basaux ovoïdes ou aplatis mais clairs. Ces formations, homologues des glandes urodéales des Gekkonidés, affectent parfois la forme de cryptes profondes, mais jamais de véritables glandes tubuleuses (fig. 15).

La région anale, nettement moins festonnée, est revêtue d'un épithélium bistratifié, la couche supérieure étant formée de mucocytes prismatiques.

Source : MNHN, Paris

Prés de son extrémité caudale, le tube vaginal, toujours régulièrement festonné, est revêtu d'un épithélium simple, haut de 10 á 12 μ et composé en majeure partie de cellules ciliées, à gros noyaux centraux, ovoïdes et clairs. Les cellules muqueuses, à noyaux basaux un peu plus petits et plus riches en chromatine, sont relativement rares. On trouve peu de spermatozoïdes dans la lumière. Au niveau des enveloppes externes du cloaque, le tube vaginal s'élargit, les cellules muqueuses deviennent aussi nombreuses que les cellules ciliées et, de ce fait, l'épithélium dont la hauteur ne varie pas revêt un aspect pseudo-stratifié. Les spermatozoïdes sont extrêmement abondants et visiblement orientés, la tête contre l'apex des cellules épithéliales, sans préférence marquée pour l'une ou l'autre catégorie.

L'uretère est très court, revêtu d'un épithélium simple, haut de 7 á 10 μ seulement et constitué de cellules cubiques, á gros noyaux sphériques, basaux et clairs, la région apicale étant occupée par une petite quantité d'un mucopolysaccharide acide. Dans sa partie terminale, légérement renflée, l'uretère est recouvert d'un épithélium analogue à celui de l'urodaeum, soit simple et muqueux (comme le fond des replis) soit pavimenteux stratifié (comme les saillies).

Les glandes cloacales sont composées de longs tubes, non ramifiés et assez peu contournés, situés tout autour du proctodaeum et atteignant le niveau de l'urodaeum. Leur diamètre varie de 40 à 80 μ. L'épithélium est composé de cellules cubiques, hautes de 8 á 10 μ, à petits noyaux ovoïdes basaux, souvent irréguliers et assez riches en chromatine. Les cytoplasmes sont très clairs, parsemés d'une petite quantité de fines granulations cyanophiles réagissant á l'APS et au bleu alcian.

Le tissu érectile est réduit à une étroite bande transversale, ventrale, située à peu près à la jonction du proctodaeum et de l'urodaeum.

Xantusia henshawi (1 mâle en activité sexuelle).

Anatomiquement, le cloaque de *Xantusia henshawi* mâle est tout à fait semblable à celui des Gekkonidés du même sexe. Il n'y a pas de vessie.

Tout le proctodaeum est revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 15 à 18 μ. Celui-ci se transforme progressivement, sur le reste du cloaque, en un épithélium bistratifié, haut de 12 à 16 μ, dont la couche basale est surtout constituée par une accumulation de noyaux rabougris et chromophiles, la couche superficielle étant formée de mucocytes cubiques ou prismatiques, à noyaux un peu moins irréguliers et moins riches en chromatine que les précédents.

Les glandes cloacales sont composées, comme chez la femelle, par de simples tubes entourant le proctodaeum et parallèles à lui. Leur diamétre est le même dans les deux sexes, mais la hauteur de l'épithélium atteint 18 à 25 μ. Simple ou pseudo-stratifié, celui-ci est formé de deux types de cellules, en nombre á peu près égal mais irrégulièrement réparties. Les unes, assez larges, á noyaux basaux aplatis ou hémisphériques et riches en chromatine, sont entièrement remplies de gros grains de sécrétion cyanophiles, réagissant intensément à l'APS mais non au bleu alcian. Les autres, plus étroites, à noyaux ovoïdes et chromophiles situés au tiers inférieur des cellules, contiennent dans leur tiers apical de grosses granulations érythrophiles qui réagissent un peu moins que les précédentes à l'APS; de plus, on trouve autour du noyau de petites mottes retenant

Source : MNHN, Paris

le bleu alcian et la fuchsine-paraldéhyde. De très petites eryptes tendent à se former dans l'épithélium, aux endroits où il est le plus haut. Ces eryptes, presque fermées, sont eonstituées uniquement par les cellules érythrophiles, tandis que les cellules cyanophiles tendent à s'établir en surfaee. Il y a, de ce fait, formation d'un épithélium bistratifié, du type décrit par SCHAFFER (1927-1940) dans des glandes polyptyches composées. Mais dans une bonne partie des tubes glandulaires, l'épithélium est simple et constitué, soit de l'une ou de l'autre catégorie cellulaire, soit d'un mélange des deux.

Seuls les caraetères histologiques de l'épithélium différencient l'hémipénis de *Xantusia* de ceux qui ont été décrits chez les Gekkonidés. L'épithélium de la racine est assez mince (30 µ en moyenne); on y distingue une couche basale, cubique, nette seulement par place, un *stratum spinosum* assez pauvre en tonofibrilles et un *stratum intermédium* représenté par une seule couche de cellules nettement plus riches en grains de kératohyaline que la strate correspondante de l'épiderme. Le *stratum corneum* est constitué par une seule assise de cellules très aplaties, fortement APS-positives, à noyaux pycnotiques très chromophiles. A côté de ces éléments, il y a lieu de signaler la présence de volumineuses cellules « claires », de très grande taille puisqu'elles occupent toute la hauteur de l'épithélium. Toujours dépourvus de tonofibrilles et de grains de kératohyaline, ces éléments sont caractérisés par des noyaux sphériques, situés à mi-hauteur, les cytoplasmes étant faiblement cyanophiles et pourvus de rares granulations érythrophiles. Le pôle apical de ces cellules ne porte aucune différeneiation décelable dans nos conditions techniques et ne participe pas au processus de kératinisation.

Le eorps de l'hémipénis (fig. 122) est tapissé d'un épithélium nettement plus haut qu'à la base de l'organe (jusqu'à 50 µ); la couche basale, beaucoup plus facile à identifier qu'à la raeine, est composée de cellules cubiques, à noyaux sphériques ou ovoïdes; les cytoplasmes sont faiblement basophiles, contiennent une petite quantité de ribonucléines et montrent des tonofibrilles assez nettes. Le *stratum spinosum* sus-jacent à cette couche basale est constitué de cellules polyédriques, à noyaux ovoïdes dans les assises inférieures; deux types nucléaires apparaissent dans les couches supérieures. En effet, la plupart des noyaux se présentent, sur coupe, aplatis dans le sens de la hauteur de l'épithélium, les corps cellulaires correspondant l'étant aussi. D'autres noyaux restent ovoïdes, nettement plus volumineux que les précédents; ils correspondent à des cellules globuleuses ou polyédriques. Les cytoplasmes sont, dans les deux cas, dépourvus de ribonucléines histochimiquement décelables, ainsi que de structures tonofibrillaires et de ponts intercellulaires, mais exceptionnellement riches en grains de kératohyaline. Ce dernier caractère devrait faire rattacher l'ensemble des cellules au *stratum intermedium (granulosum)*; en réalité, ce serait là un développement du *stratum intermedium* tout à fait inhabituel chez les Lépidosauriens. La kératinisation se déroule, dans les deux types de cellules, avec des modalités différentes. En effet, les cellules aplaties aboutissent, par kératinisation holoerine, à la constitution d'un *corneum* assez mince, où les noyaux ne sont plus discernables et dont la desquamation ne semble pas active. Les grandes cellules, qui font saillie entre les précédentes, subissent également la kératinisation, mais se transforment en saillies coniques à base fichée dans l'épithélium; leur desquamation ne semble pas plus active que celle du *corneum* mince,

Source : MNHN, Paris

PYGOPODIDÆ

PYGOPODIDÆ FEMELLES

Delma fraseri (une femelle au repos sexuel ou à l'extrême début de l'activité).

Le cloaque est assez long mais l'urodaeum, non bifide, n'atteint pas, en avant, le niveau de l'intestin. Deux gros tubercules génitaux débouchent à proximité de l'extrémité craniale de l'urodaeum, en position latéro-dorsale. Les papilles urinaires sont petites, mais nettes et peu éloignées des tubercules génitaux. Il n'y a pas de vessie.

La moitié caudale du proctodaeum est recouverte d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 20 à 25 μ et ne présentant pas de particularités notables. Le reste du proctodaeum et la partie ventrale de l'urodaeum sont revêtus d'un épithélium bistratifié, de même hauteur que le précédent. On y trouve une couche de cellules basales, prismatiques, à cytoplasmes clairs et noyaux allongés dans le sens de la hauteur et riches en chromatine, ainsi qu'une couche de cellules superficielles, plus hautes que les précédentes, à noyaux ovoïdes basaux moins chromophiles. L'extrémité apicale de ces éléments renferme une petite quantité de mucus dont l'abondance croît du proctodaeum vers l'intestin.

Le revêtement épithélial de la partie dorsale de l'urodaeum atteint une épaisseur de 40 à 50 μ. La couche basale est formée de cellules cubiques ou légèrement prismatiques, à gros noyaux clairs mais irréguliers. Une petite quantité de mucus apparaît parfois dans les cytoplasmes. Les 3 couches sus-jacentes sont constituées de cellules prismatiques, à noyaux basaux, les régions supranucléaires étant remplies d'un mucopolysaccharide acide et dense. Les noyaux, ovoïdes et assez clairs tout d'abord, s'allongent de plus en plus dans le sens de la hauteur, et s'enrichissent en chromatine, mais ils sont loin d'être pycnotiques dans la couche superficielle et celle-ci ne desquame pas au stade examiné.

Au fond des replis, assez larges et peu nombreux, que dessine l'épithélium de l'urodaeum dorsal, débouchent des glandes tubuleuses peu ramifiées. D'un diamètre de 100 à 150 μ, elles sont revêtues d'un épithélium simple, composé de cellules cubiques ou prismatiques, à noyaux basaux irréguliers et riches en chromatine, toute la région supranucléaire étant entièrement remplie de gros grains de sécrétion qui réagissent à l'APS et retiennent le bleu alcian.

La morphologie du tube vaginal correspond à celle qui a été décrite chez les Gekkonidés. La hauteur de l'épithélium ne dépasse pas 8 μ, comme il est normal chez un animal proche du repos sexuel. Les cellules muqueuses sont nettement involuées et pauvres en mucopolysaccharides. Il existe de nombreux grains de glycogène dans les 2 catégories cellulaires.

L'uretère proprement dit est court. Son épithélium, simple, est formé de cellules prismatiques hautes de 15 μ en moyenne, à gros noyaux basaux sphériques de 6 à 7 μ de diamètre. Les régions supranucléaires sont parsemées de granulations réagissant à l'APS et au bleu alcian, un peu plus abondantes à l'extrémité apicale. L'intestin est identique à celui qui a été décrit chez *Coleonyx variegatus*.

Source : MNHN, Paris

Les glandes cloacales, tubuleuses et très ramifiées, sont représentées par une grosse masse ventrale atteignant, en avant, le niveau des tubercules génitaux, et par 2 glandes latéro-dorsales, plus petites que la précédente et situées plus près de l'orifice du cloaque. L'épithélium des tubes glandulaires est pseudo-stratifié et semble à un stade de repos. Les cellules sont étroites, irrégulièrement disposées, avec des noyaux très allongés et chromophiles; elles secrètent une petite quantité de fines granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS et, très légèrement, au bleu alcian. De place en place, on distingue des cellules ovoïdes, plus grandes, à cytoplasme clair et gros noyaux turgescents et pauvres en chromatine. Les glandes cloacales débouchent dans le proctodaeum par de courts canaux excréteurs muqueux tapissés de cellules cubiques, à noyaux basaux, entièrement remplies d'un produit de sécrétion correspondant à un mucopolysaccharide acide.

Lialis burtonis (1 femelle au début de l'activité sexuelle).

L'urodaeum est long et bifide et les deux tubercules génitaux, modérément saillants, y débouchent à peu près à l'endroit où il bifurque, en position dorso-latérale. Les papilles urinaires, larges mais peu saillantes, forment un renflement unique au niveau du tiers postérieur de l'urodaeum dorsal. Il existe une amorce de vessie, simple diverticule de la région ventro-craniale du cloaque, dont l'épithélium est dépourvu de cellules ciliées.

Seules les lèvres du cloaque sont revêtues d'un épithélium malpighien kératinisé qui se transforme très vite en une muqueuse malpighienne, de hauteur variable et sujette à une desquamation active. La partie ventro-caudale du proctodaeum et la région ventrale de l'urodaeum sont revêtues d'un épithélium bistratifié analogue à celui qui a été décrit chez *Delma fraseri*; toutefois les cellules de la couche superficielle sont nettement plus hautes et leur tiers supérieur est toujours riche en mucus. L'épithélium de revêtement de la partie dorsale de l'urodaeum est haut de 100 à 130 μ. On y distingue 1 ou 2 couches basales de petites cellules cubiques, à noyaux irréguliers et clairs, puis un nombre variable d'assises composées d'éléments polyédriques dont la taille atteint 15 × 15 μ à proximité de la surface. Les noyaux, périphériques, deviennent progressivement ratatinés et chromophiles, en même temps que des granulations cyanophiles, réagissant à l'APS et au bleu alcian, se font de plus en plus abondantes. La couche superficielle est formée de mucocytes prismatiques, de hauteur variable, à noyaux basaux aplatis et riches en chromatine, mais non pycnotiques, toute la région supra-nucléaire étant remplie d'un mucus dense.

L'uretère est comparable à celui qui a été décrit chez *Delma fraseri*, mais les cellules épithéliales sont un peu plus riches en mucopolysaccharides acides.

Les glandes cloacales sont différenciées en une masse ventrale aplatie et deux formations latéro-dorsales allongées parallèlement au proctodaeum. La glande ventrale est tubuleuse et ramifiée. Les tubes glandulaires, d'un diamètre de 80 à 130 μ, sont revêtus d'un épithélium pseudo-stratifié, haut de 20 à 25 μ, constitué de cellules polyédriques à noyaux rabougris et chromophiles, les cytoplasme, étant alvéolaires. Il n'y a pas de produit de sécrétion décelable dans nos conditions techniques. Les glandes latéro-

Source : MNHN, Paris

dorsales sont constituées par de longs sacs, non ramifiés et peu sinueux dont le diamètre atteint 300 à 400 μ à leur extrémité borgne, au niveau de la papille urinaire. L'épithélium, très aplati (6 à 8 μ) est apparemment dépourvu de grains de sécrétion. Les tubes collecteurs des glandes cloacales sont revêtus d'un épithélium muqueux et il en est de même d'une série de cryptes profondes qui siègent sur la face dorsale du proctodaeum, entre les canaux excréteurs des glandes latéro-dorsales.

Source : MNHN, Paris

IGUANIA

On réunit actuellement dans l'infra-ordre des Iguania 3 familles importantes : les Iguanidés, du Nouveau Monde et de Madagascar, les Agamidés qui les remplacent dans l'Ancien Monde et les Chamaeleonidæ d'Afrique et de Madagascar, ainsi que d'Asie du Sud-Ouest.

IGUANIDÆ

IGUANIDÆ FEMELLES

Sceloporus graciosus (1 femelle au moment de l'ovulation).

Le proctodaeum est court et large, l'urodaeum allongé et presque dépourvu de poche dorsale, le sphincter anal très long. Le tubercule génital, assez gros et saillant, est situé en position dorso-latérale et nettement en arrière du sphincter anal. L'uretère débouche au sommet d'un pli bien marqué, en arrière du tubercule génital. Le tube vaginal proprement dit est court et s'élargit très vite en une région utéro-vaginale qui entoure presque complètement l'extrémité toute postérieure de l'intestin. Il n'y a qu'une ébauche de vessie.

Le proctodaeum est tout entier revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 15 à 18 μ, qui se prolonge davantage sur la face ventrale.

Dès le début de la face dorsale de l'urodaeum, cet épithélium devient cubique stratifié et son épaisseur atteint 30 à 35 μ. Les éléments de la couche basale sont prismatiques, à noyaux pauvres en chromatine et légèrement allongés dans le sens de la hauteur; ceux des couches suivantes sont cubiques, à noyaux toujours clairs mais souvent irréguliers ou allongés transversalement. Des mucopolysaccharides acides apparaissent dans les cytoplasmes, en quantité croissante au fur et à mesure que l'on se rapproche de la surface. A ceci près, la couche superficielle ne diffère pas sensiblement des couches intermédiaires. Toute la partie interne des festons de l'urodaeum est recouverte d'un épithélium simple, composé de mucocytes prismatiques, à noyaux basaux ovoïdes ou hémisphériques. Du fond des festons, partent des cryptes divergentes qui simulent des glandes tubuleuses peu profondes.

La face ventrale de l'urodaeum est revêtue presque entièrement par un épithélium du même type que celui qui vient d'être décrit, mais moins haut (15 à 20 μ). Les festons sont beaucoup moins accentués, toutefois le fond des replis est également tapissé d'une couche de mucocytes prismatiques. Ce n'est qu'au niveau du sphincter anal que tout l'épithélium devient muqueux.

Source : MNHN, Paris

L'épithélium de la région utéro-vaginale est identique à celui du tube vaginal : haut de 12 à 15 μ, il est constitué de cellules ciliées à gros noyaux clairs situés souvent près du pôle apical et de cellules muqueuses à petits noyaux basaux plus ou moins riches en chromatine. Les spermatozoïdes sont rares dans le tube vaginal proprement dit, mais abondent dans l'expansion utéro-vaginale où ils sont rassemblés en masses compactes dans le fond des replis de l'épithélium (fig. 31).

L'uretère est large et moins court que chez les Gekkonidés. Il est revêtu d'un épithélium simple, haut de 12 à 16 μ, formé en majeure partie de mucocytes prismatiques dont le produit de sécrétion est modérément

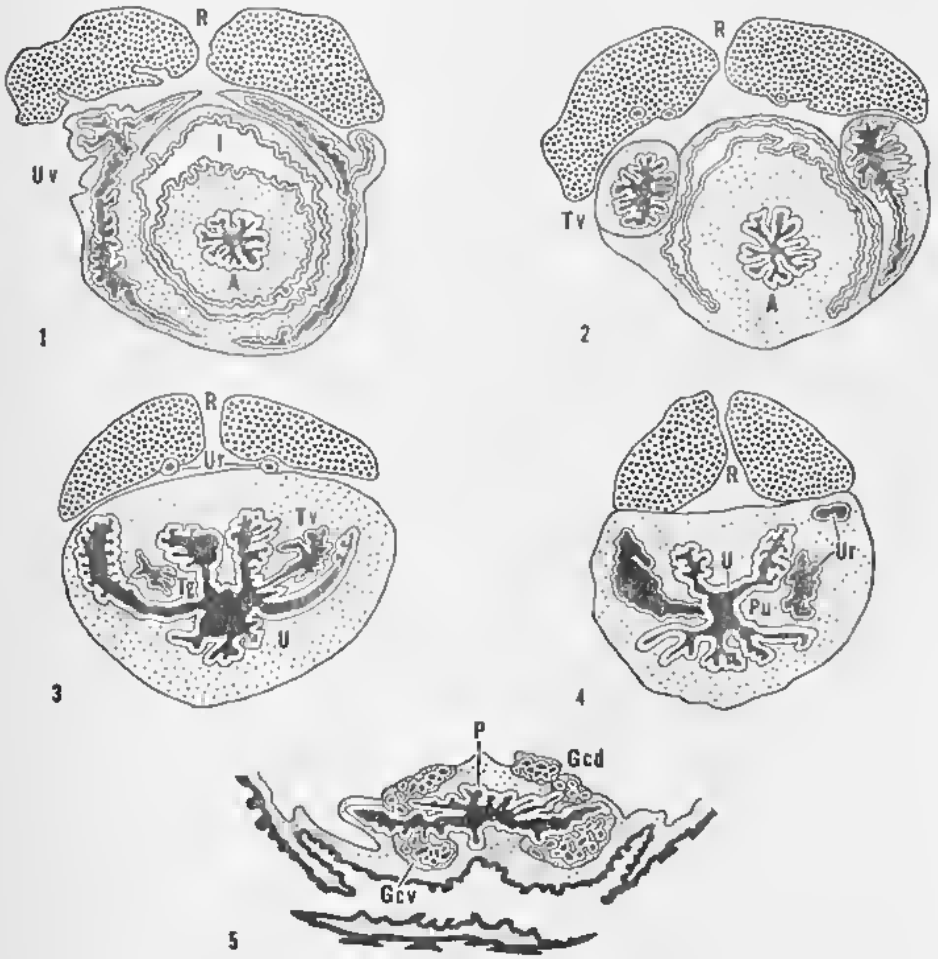


FIG. VI. — *Sceloporus graciosus*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de la partie crâniale du sphincter anal. Remarquer le grand développement de la région utéro-vaginale de l'oviducte, qui entoure presque complètement l'intestin terminal.
2 – Au niveau de la partie caudale du sphincter anal.
3 – Au niveau du tubercule génital.
4 – Au niveau de la papille urinaire.
5 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum.

Source : MNHN, Paris

abondant. Les noyaux, situés dans le tiers basal des cellules, sont sphériques et clairs, pourvus de 1 ou 2 gros nucléoles très apparents. De place en place, on trouve des cellules claires, plus larges que les cellules muqueuses, mais pourvues de noyaux identiques.

L'épithélium de la partie terminale de l'intestin est tout á fait semblable à celui qui a été décrit chez les Gekkonidés.

Les glandes cloacales se présentent sous la forme de tubes très ramifiés, de diamétre variable, rassemblés en une grosse masse ventrale aplatie et 2 petites masses latéro-dorsales. L'épithélium glandulaire, haut de 20 µ en moyenne, est formé de cellules prismatiques ressemblant à des mucocytes, avec un noyau basal hémisphérique ou aplati et riche en chromatine. La plupart des cellules sont presque entièrement dépourvues de produit de sécrétion et, en dehors de quelques grains de glycogène, on ne trouve que de rares et fines granulations cyanophiles qui réagissent légèrement à l'APS et au bleu alcian.

Crotaphytus collaris (1 femelle juste avant l'accouplement).

Le cloaque de cette espéce est trés voisin de celui de *Sceloporus graciosus*. Toutefois, l'épithélium de la région dorsale de l'urodaeum est nettement plus épais (100 à 130 µ) et recouvert d'une couche de mucocytes qui est en train de desquamer chez le sujet examiné. Il n'existe pas de cryptes muqueuses à la base des replis. Comme dans l'espéce précédente, la région ventrale de l'urodaeum, très longue, est tapissée d'un épithélium identique à celui de la région dorsale, à peine moins haut et également sujet à la desquamation de la couche de mucocytes superficiels.

Les glandes cloacales, tubuleuses ramifiées, sont réduites à une petite masse ventrale. L'épithélium est composé de cellules prismatiques hautes de 15 à 20 µ, à noyaux sphériques et clairs situés au tiers basal; la plupart des cellules ne contiennent qu'une petite quantité de fines granulations réagissant légèrement à l'APS et au bleu alcian, mais quelques-unes montrent, à l'extrémité apicale, une petite masse de mucopolysaccharides acides.

Uma inornata (1 femelle juste aprés l'ovulation).

L'anatomie générale est analogue á celle de *Sceloporus graciosus*, mais le tubercule génital, particuliérement gros, est situé en position ventro-latérale. Il existe une trés petite vessie.

L'urodaeum est revétu d'un épithélium stratifié, épais de 80 à 140 µ où se différencient 2 zones bien distinctes : d'une part, une strate basale, haute d'environ 40 µ, constituée de plusieurs assises de cellules prismatiques, à cytoplasme clair et noyau ovoïde peu chromophile, d'autre part une strate sus-jacente d'épaisseur plus grande mais variable, composée de cellules cubiques, à noyau aplati et sombre, dont le cytoplasme est parsemé, en assez grande abondance, de grains de sécrétion réagissant fortement à l'APS, moins au bleu alcian. Des cryptes muqueuses, peu profondes, se différencient seulement au niveau des tubercules génitaux. A partir de l'orifice de la vessie, la région anale est tapissée d'un épithélium muqueux simple, haut de 35 µ en moyenne.

Les glandes cloacales sont tout à fait semblables à celles de *Sceloporus graciosus*.

Source : MNHN, Paris

Dipsosaurus dorsalis (1 femelle à un stade de faible activité sexuelle).

L'urodaeum est relativement long, nettement séparé en deux par une cloison médio-dorsale, incomplète mais bien marquée, à laquelle sont accolés les 2 tubercules génitaux. Il existe une ébauche de vessie.

Chez cet animal proche du repos sexuel, l'épithélium de revêtement de l'urodaeum dorsal diffère évidemment de ceux qui viennent d'être décrits (fig. 18). Haut de 40 μ en moyenne, il est constitué d'une couche basale de cellules cubiques, à noyaux petits souvent ratatinés et riches en chromatine et de 3 ou 4 couches de cellules légèrement prismatiques, à gros noyaux ovoïdes et clairs, allongés dans le sens de la hauteur. Les cytoplasmes sont clairs et ce n'est que dans la couche superficielle qu'apparaissent, en petite quantité, des mucopolysaccharides acides. Dans la moitié dorso-craniale de l'urodaeum, le fond des replis est tapissé de cryptes muqueuses, parfois prolongées en glandes tubuleuses non ramifiées. Leur épithélium, haut mais irrégulier (20 à 30 μ) est largement pseudo-stratifié. La couche superficielle est formée de mucocytes prismatiques, hauts de 12 à 15 μ, à noyaux basaux, la région supranucléaire étant remplie de grosses granulations peu denses qui réagissent à l'APS et au bleu alcian. Dans tout l'épithélium, les noyaux sont de taille et de forme très variées; certains sont pycnotiques d'autres sphériques et clairs, d'autres très allongés et plus ou moins riches en chromatine.

Les glandes cloacales sont réduites à 3 petites masses ventrales, constituées de tubes ramifiés. Ceux-ci sont tapissés de cellules prismatiques, de 15-20 μ × 6-7 μ, à noyaux basaux aplatis et chromophiles, sécrétant en petite quantité de grosses granulations cyanophiles correspondant à un mucopolysaccharide acide. L'épithélium de revêtement s'aplatit par places au point de devenir endothéliforme.

Phrynosoma m'calli (1 femelle au début de l'activité sexuelle).

Le proctodaeum est un peu moins court que chez *Sceloporus graciosus*, sphérique et rétréci dans sa partie craniale. L'urodaeum est de grande taille, extrêmement frangé, non bifide, avec petit tubercule génital latéral. La vessie est simplement ébauchée.

L'épithélium malpighien kératinisé qui recouvre la moitié caudale du proctodaeum est remplacé de façon assez brusque par un épithélium muqueux analogue à celui de l'urodaeum, mais moins haut et peu frangé. L'urodaeum de *Phrynosoma m'calli* présente un aspect caractéristique (fig. 17). Il est presque entièrement rempli de longues et minces franges, supportées par des expansions conjonctives ramifiées. L'épithélium est constitué d'une ou deux assises de petites cellules basales cubiques, pauvres en cytoplasmes, à petits noyaux irréguliers et chromophiles, recouvertes d'une couche continue de mucocytes prismatiques, de 30 à 40 μ × 15 à 25 μ, à noyaux basaux ovoïdes et clairs, sécrétant en abondance un mucopolysaccharide acide. Cette assise muqueuse existe seule à l'extrémité des franges. Au fond des replis, des cryptes muqueuses plus ou moins profondes se distinguent de l'épithélium qui vient d'être décrit par la moindre hauteur des cellules et par la densité plus forte du produit de sécrétion. Dans la zone médio-ventrale de l'urodaeum et dans la région anale, l'épithélium de revêtement est moins haut et beaucoup moins frangé que dans les parties dorsales et latérales de l'urodaeum.

Source : MNHN, Paris

Les glandes cloacales, peu développées, se présentent sous la forme d'une masse ventrale et de petits groupes dorsaux éparpillés. L'épithélium glandulaire, apparemment involué, est pseudo-stratifié. Les cellules superficielles, de petite taille, contiennent souvent une flaque dense d'un mucopolysaccharide acide.

Anolis stratulus (1 femelle peu après l'ovulation).

Les *Anolis* forment un groupe homogène de Lézards arboricoles et capables de changer de couleur qui diffèrent par plusieurs points des autres Iguanidés. C'est le cas en ce qui concerne la morphologie du cloaque qui, chez les femelles, ressemble à celui des Caméléons. En effet, l'ensemble du cloaque est particulièrement long. De plus, l'urodaeum est largement bifide et envoie 2 prolongements latéro-dorsaux qui s'étendent, en avant, jusque sous l'intestin. Le tube vaginal, très court, débouche près du fond de ces diverticules, au sommet d'un petit tubercule génital peu saillant. L'expansion utéro-vaginale est beaucoup moins marquée que chez les autres Iguanidés étudiés ici. Les papilles urinaires sont grandes, mais peu saillantes et situées en position latérale dans le tiers postérieur de l'urodaeum. La vessie est petite, mais très nette. Elle débouche dans la région anale, très près de la partie terminale de l'intestin.

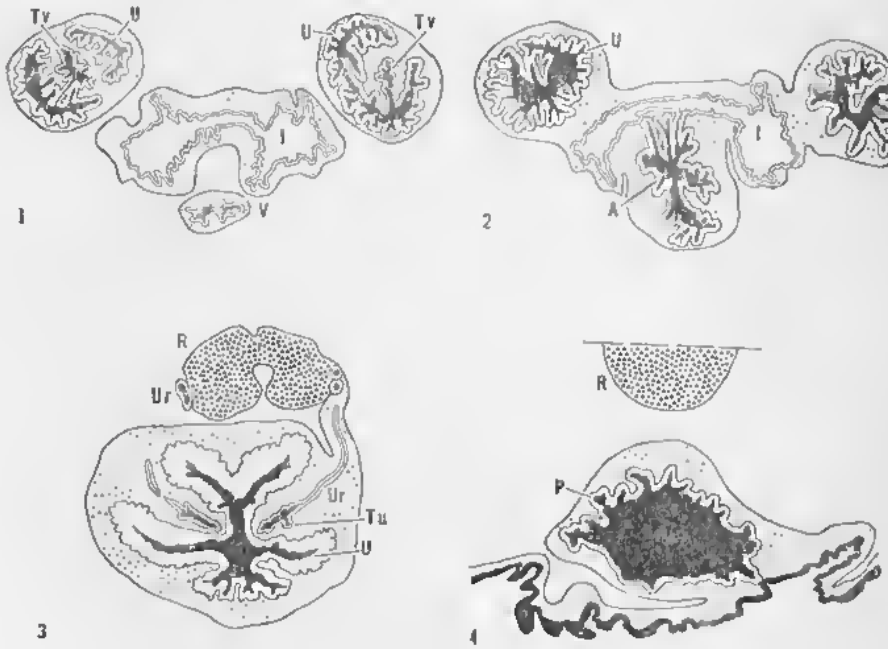


FIG. VII. — *Anolis stratulus*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de l'intestin terminal et des petits tubercules génitaux. Ceux-ci sont situés près de l'extrémité craniale du sinus génital qui est particulièrement long et bifide.

2 – Au niveau de l'extrémité craniale du sphincter anal.

3 – Au niveau de la papille urinaire.

4 – Au niveau du tiers caudal du proctodaeum.

Source : MNHN, Paris

Seules les lèvres du cloaque sont recouvertes par un épithélium malpighien kératinisé. La presque totalité du proctodaeum, la zone ventro-médiane de l'urodaeum et la région anale sont tapissées d'un épithélium muqueux stratifié, de dimensions assez variables. La couche basale est constituée de petites cellules cubiques, à noyaux rabougris et chromophiles, parfois même franchement pycnotiques. Il existe souvent une couche intermédiaire de cellules plus ou moins prismatiques, à noyaux ovoïdes assez clairs et dans le cytoplasme desquelles apparaissent de fines granulations APS positives. La couche superficielle est formée de mucocytes prismatiques de hauteur variable, à noyaux basaux allongés dans le sens de la hauteur et riches en chromatine. La région supranucléaire des cellules est très étendue dans le fond des replis épithéliaux et entièrement remplie de grosses granulations riches en un mucopolysaccharide acide; les mucocytes sont moins hauts et moins riches en produit de sécrétion à l'extrémité des plis.

La plus grande partie de l'urodaeum est revêtue d'une muqueuse malpighienne haute de 50 à 60 μ, où l'on distingue 2 ou 3 couches basales de cellules prismatiques à noyaux allongés dans le sens de la hauteur, 2 ou 3 couches de cellules cubiques à noyaux irréguliers et clairs et 5 à 6 couches de cellules pavimenteuses, de plus en plus aplaties au fur et à mesure que l'on s'approche de la surface (fig. 16). Les noyaux prennent progressivement la forme d'une galette et s'enrichissent légèrement en chromatine mais, même dans la couche superficielle, ils ne sont pas pycnotiques. Des mucopolysaccharides acides apparaissent en quantité assez importante dans les cellules de la moitié supérieure de l'épithélium, sans que leur abondance croisse de façon spectaculaire en s'approchant de la surface. Dans les deux tiers craniaux des diverticules latéro-dorsaux de l'urodaeum, la muqueuse malpighienne est remplacée, au fond des plis, par un épithélium simple formé de mucocytes prismatiques hauts de 15 à 20 μ, à noyaux basaux tantôt ovoïdes et clairs, tantôt allongés dans le sens de la hauteur et plus ou moins riches en chromatine. Le produit de sécrétion, qui réagit à l'APS et au bleu alcian, est abondant et remplit toute la région supranucléaire. Dans le tiers cranial des diverticules, cet épithélium recouvre pratiquement toute la surface, mais il ne forme jamais de véritables cryptes.

Le tube vaginal est tapissé d'un épithélium simple, haut de 14 à 18 μ dont le principal caractère est le grand développement des cellules muqueuses. Au lieu d'être étirées entre les cellules ciliées, elles sont larges et prismatiques; leur noyau, basal, est irrégulier mais volumineux et clair. L'épithélium de la région utéro-vaginale est tout à fait semblable. Nous n'avons pas trouvé, dans le chorion du tube vaginal, les réceptacles séminaux en doigt de gant décrits par Fox (1963) chez *Anolis carolinensis*. Notre spécimen ne présentait d'ailleurs pas de spermatozoïdes dans les voies génitales.

L'uretère et l'intestin ne présentent pas de particularités notables par rapport aux autres Iguanidés. La papille urinaire est tapissée intérieurement d'un épithélium stratifié, dont les couches basales ressemblent à celles de la muqueuse malpighienne de l'urodaeum, mais sont surmontées d'une seule assise de mucocytes superficiels ressemblant à ceux de l'uretère. L'épithélium de la vessie est comparable à celui de la région anale; il n'y apparaît pas de cellules ciliées et les cellules superficielles ne sont riches en mucus que dans le fond des plis.

Source : MNHN, Paris

Il n'y avait pas de glandes cloacales chez l'individu que nous avons examiné.

Les hémipénis se présentent sous la forme d'une invagination de l'épithélium qui recouvre les lèvres du cloaque. Ils sont tapissés d'une muqueuse malpighienne haute de 25 à 30 μ près de la racine, plus mince à proximité du fond. Les couches superficielles, aplaties, contiennent une quantité assez importante d'un mucopolysaccharide peu acide.

IGUANIDÆ MALES

Sceloporus graciosus (1 mâle en activité sexuelle).

La morphologie du cloaque est analogue à celle que nous avons décrite chez d'autres Sauriens mâles et, du fait de la petite taille de l'urodaeum chez la femelle, le dimorphisme sexuel est assez peu marqué chez *Sceloporus graciosus*. Le proctodaeum est long, étroit et circulaire dans sa partie médiane, l'urodaeum peu profond, non bifide et pourvu d'un petit tubercule urogénital latéro-dorsal. En avant de ce dernier, le cloaque se poursuit en se rétrécissant progressivement. Il n'y a pas de vessie.

La partie antérieure du proctodaeum est revêtue d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 15 à 18 μ. Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux, haut de 18 à 20 μ, constitué d'une à deux assises de cellules basales de petite taille, surmontées d'une couche de mucocytes prismatiques à noyaux ovoïdes plutôt basaux (fig. 10). Seul, le quart apical de ces éléments est rempli d'un mucopolysaccharide légèrement acide.

L'uretère est large et assez court, mais, dans la plus grande partie de son trajet, il est tapissé d'un épithélium comparable à celui du segment sexuel du rein, bien que moins haut. Ce n'est qu'à proximité de la papille génito-urinaire qu'apparaissent les mucocytes classiques. Ce sont de grandes cellules prismatiques et étroites, hautes de 15 à 20 μ, à gros noyaux ovoïdes basaux allongés dans le sens de la hauteur et seule l'extrémité apicale est remplie d'un mucopolysaccharide acide.

Les glandes cloacales sont bien développées, sous forme d'une grosse masse ventrale et de 4 petites glandes latérales en contact avec les précédentes. Les tubes glandulaires, très ramifiés, sont tapissés d'un épithélium haut de 25 à 35 μ, stratifié et constitué en majeure partie de petites cellules polyédriques, à cytoplasme clair et noyaux irréguliers. On trouve, par place, de petits groupes de mucocytes superficiels, à noyau basal ovoïde. Ce type de glande, assez particulier, sera décrit plus en détail chez *Uta stansburiana*. Il en est de même pour l'hémipénis qui n'a pas été coupé chez *Sceloporus graciosus*.

Uta stansburiana (1 mâle en activité sexuelle).

A cela près que l'urodaeum est un peu plus large, le cloaque de *Uta stansburiana* ressemble beaucoup à celui de *Sceloporus graciosus*.

Les glandes cloacales (fig. 52) entourent complètement le proctodaeum dans sa partie postérieure, depuis la base des hémipénis, puis se continuent, antérieurement, en une grosse masse ventrale, jusqu'au niveau de l'intestin. Les tubes glandulaires, très ramifiés, ont un diamètre compris entre 100

Source : MNHN, Paris

et 200 μ. Sur une membrane basale pourvue des affinités tinctoriales et caractères histochimiques des fibres collagènes, repose un épithélium glandulaire stratifié, composé de 2 types cellulaires disposés de façon régulière.

Les parties basales de cet épithélium sont faites de cellules polyédriques, mesurant en moyenne 12 μ de haut; les limites cellulaires sont très nettes et les méthodes mises en œuvre dans ce travail ne montrent pas de canalicules intercellulaires. Chaque cellule est pourvue d'un noyau volumineux, assez clair, le plus souvent central, avec un nucléole net. Les cytoplasmes se présentent sous une forme réticulée ou franchement aréolaire; des travées acidophiles séparent des « solutions de continuité » souvent régulièrement arrondies sur coupe, dont certaines sont remplies de flaques d'un produit érythrophile. La partie basale de l'épithélium dont les caractères viennent d'être définis comporte, suivant les tubes et les niveaux de coupe, 2 à 4 assises de cellules. Le produit de sécrétion, érythrophile, ne réagit ni à l'APS ni au bleu alcian. La tétrazoréaction donne des résultats faiblement positifs, la recherche des protides sulfhydrilés reste entièrement négative, seules les travées cytoplasmiques étant mises en évidence.

La partie centrale de chaque tube est occupée par une seule rangée de cellules prismatiques, à noyaux le plus souvent basaux, déformés et assez riches en chromatine, les nucléoles étant peu nets. La majeure partie du corps cellulaire est occupée par un produit de sécrétion cyanophile, disposé en grains ou en mottes, entre lesquels on aperçoit de fines travées cytoplasmiques. Les pôles apicaux de ces cellules sont souvent au contact les uns des autres; ils ne portent aucune différenciation particulière et la lumière des tubes glandulaires est le plus souvent virtuelle. Le produit de sécrétion réagit fortement à l'APS, ne se colore pas par le bleu alcian et ne donne pas la réaction métachromatique. La tétrazoréaction de Danielli donne des résultats négatifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats faiblement positifs, diffus.

Le type morphologique assez particulier de ces glandes peut être rapproché de celui de certaines glandes cutanées des Mammifères, désignées par Schaffer (1927; 1910) sous le nom de glandes polyptyches composées.

La racine de l'hémipénis est recouverte par un épithélium pavimenteux stratifié analogue à celui qui a été décrit chez *Coleonyx variegatus*. On trouve, toutefois, de place en place, de grandes cellules piriformes qui occupent toute la hauteur de l'épithélium. Les noyaux, ovoïdes et pauvres en chromatine sont situés dans la région basale renflée, à cytoplasme clair. La région apicale, allongée, de ces cellules, qui atteint la surface, contient souvent une petite quantité de fines granulations cyanophiles, réagissant à l'APS, mais non au bleu alcian et où la tétrazoréaction donne des résultats négatifs.

Le corps de l'hémipénis représente un sac, à lumière assez large, revêtu d'un épithélium très plissé, haut de 20 à 25 μ. Comme chez *Xantusia henshawi*, on trouve au-dessus du *stratum basale* 2 types cellulaires, l'un normal dont les noyaux s'aplatissent et qui finit en *corneum* mince, l'autre formé de cellules polyédriques dont les noyaux restent sphériques et clairs jusqu'en surface, puis se rétractent en même temps que se forment de petites épines cornées assez irrégulières (fig. 121). Les caractères cytologiques et histochimiques de cet épithélium ne diffèrent pas de ceux qui ont déjà été décrits et la desquamation semble peu active.

Source : MNHN, Paris

Phrynosoma m'calli (1 mâle en activité sexuelle).

Alors que le cloaque de la femelle différait nettement de celui des autres Iguanidés examinés, celui du mâle ne présente pas de caractères particuliers.

Bien qu'un peu moins développées morphologiquement, les glandes cloacales de *Phrynosoma m'calli* sont tout à fait comparables à celles de *Uta stansburiana*.

Anolis cristatellus, A. evermanni et A. pulchellus (3 mâles en activité sexuelle).

Contrairement aux femelles, la morphologie du cloaque des *Anolis* mâles ne diffère pas de façon significative de celle des autres Iguanidés examinés ici. Il en est de même de son revêtement épithélial.

Les glandes cloacales sont constituées par 2 masses ovoïdes allongées, allant de la racine des hémipénis à la région anale. Tout d'abord dorso-latérale, dans la région postérieure, chaque glande devient latéro-ventrale au niveau de l'urodaeum. Ses caractères histologiques sont identiques à ceux qui ont été décrits chez *Uta stansburiana*, à ceci près que les cellules muqueuses, centrales, sont un peu moins développées.

Les hémipénis sont de structure beaucoup plus classique que ceux de *Uta stansburiana*. Chez ces trois mâles en activité sexuelle, l'épithélium du corps de l'organe ne dépasse pas 10 à 15 μ d'épaisseur. Il n'y a qu'un seul type de cellules, mais la desquamation est très active et la lumière assez large du corps de l'hémipénis est remplie de strates cornées concentriques.

Chez les Iguanidés, l'examen des coupes correspondant à l'hémipénis fait apparaître une pièce de soutien dont nous n'avons pas retrouvé l'équivalent chez les représentants des autres familles de Lépidosauriens (fig. 231 à 126). Cette formation entoure, sur coupes transversales, la moitié latéro-ventrale de l'hémipénis invaginé; elle s'étend sur un quart environ de sa longueur dans le sens antéro-postérieur. Entourée d'un tissu conjonctif dense dont la structure rappelle celle du périchondre, chaque pièce est constituée de grandes cellules, à noyaux le plus souvent centraux, clairs, les contours étant soit réguliers, soit légèrement irréguliers. Les cytoplasmes paraissent vides après mise en œuvre de la plupart des techniques; la réaction à l'APS montre soit des granulations fines et très rares, soit une teinte diffuse des corps cellulaires. Les limites de ces cellules sont des plus nettes et l'aspect rappelle celui d'un tissu végétal. L'exploration méthodique des lames montre, surtout dans les régions où les manipulations histologiques ont amené un certain degré de rétractation, que chaque cellule est pourvue d'une condensation ectoplasmique faisant paroi, si bien que le tissu de soutien de l'hémipénis des Iguanidés pourrait correspondre à du tissu chondroïde au sens de Schaffer (1930). Mais l'aspect de ce tissu n'est pas uniforme et il existe des zones où l'existence d'une substance intercellulaire, riche en glucides APS-positifs et colorable par le bleu alcian est certaine; ces zones correspondent donc à du cartilage à stroma capsulaire. Des fibres collagènes peuvent exister au sein de la substance fondamentale dans ce deuxième cas.

Source : MNHN, Paris

AGAMIDÆ

AGAMIDÆ FEMELLES

Agama inermis (1 femelle au repos sexuel).

Le proctodaeum est large et relativement court, l'urodaeum large et assez long, bifide seulement à son extrémité craniale où il se divise en 2 prolongements qui entourent un tubercule génital latéro-dorsal. L'uretère débouche dans la partie caudale de l'urodaeum, au sommet d'une papille assez grande et saillante située en position presque latérale. Au-delà du cloaque, le tube vaginal s'élargit progressivement, mais il ne tend pas à entourer l'intestin d'une poche aplatie comme chez les Iguanidés. Il existe une très petite vessie.

A l'exception de l'extrémité postérieure du proctodaeum, revêtue d'un épithélium malpighien classique, tout le cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 20 à 30 μ. La couche basale est formée de cellules cubiques, à noyaux sphériques et clairs, la couche superficielle de cellules prismatiques, hautes et étroites, à noyaux ovoïdes pauvres en chromatine, tantôt basaux et tantôt centraux. Seule l'extrémité apicale de ces derniers éléments contient une petite quantité d'un mucopolysaccharide acide.

Les glandes cloacales sont formées de nombreux tubes peu ou pas ramifiés qui entourent complètement le proctodaeum, ceux de la région ventrale étant situés un peu plus loin de l'orifice du cloaque que ceux de la région dorsale. Le diamètre des tubes est compris entre 70 et 100 μ. Ils sont revêtus d'un épithélium pseudo-stratifié, haut de 15 à 20 μ, constitué de cellules nettement involuées, de taille et de forme très variables, à noyaux irréguliers mais pauvres en chromatine. Le produit de sécrétion est réduit à de très rares granulations cyanophiles réagissant à l'APS et se colorant par le bleu alcian.

Calotes cristatellus (2 femelles en activité sexuelle).

Autant qu'on en puisse juger, les seules différences qui existent entre le cloaque de cette espèce et celui d'*Agama inermis* sont dues au stade du cycle sexuel.

La plus grande partie du cloaque, du milieu du proctodaeum jusqu'au sphincter anal inclus, est tapissée d'un épithélium muqueux bistratifié, du même type que celui qui a été décrit chez *Agama inermis*, mais nettement plus développé (fig. 6 et 19). La couche basale est constituée de cellules prismatiques, hautes de 10 μ en moyenne, à noyaux centraux irréguliers mais clairs. De rares et fines granulations réagissant à l'APS et au bleu alcian apparaissent quelquefois dans la région supranucléaire. La couche superficielle est composée de grandes cellules prismatiques, de 35 à 40 μ × 6 μ, à noyaux basaux plus ou moins allongés dans le sens de la hauteur et pauvres en chromatine. La moitié apicale de ces cellules est pleine d'un mucus dense.

L'épithélium du tube vaginal est pseudo-stratifié et particulièrement haut (30 μ en moyenne). Sa particularité essentielle est la présence, au-dessous des noyaux ovoïdes et assez riches en chromatine des cellules muqueuses,

Source : MNHN, Paris

d'une vacuole optiquement vide, haute de 6 à 15 μ et remplissant toute la partie basale de la cellule. Les noyaux des cellules ciliées, plus gros et clairs, sont toujours repoussés à proximité du pôle apical.

L'uretère, assez court, est revêtu d'une couche de mucocytes prismatiques, hauts de 15 à 20 μ, à noyaux basaux sphériques ou ovoïdes et clairs, le tiers ou la moitié apicale des cellules étant remplis d'un mucopolysaccharide acide en masses denses.

La morphologie des glandes cloacales est comparable à celle qui a été décrite chez *Agama inermis*, mais elles se trouvent visiblement à un stade de beaucoup plus grande activité fonctionnelle (fig. 6). L'épithélium, haut de 25 à 35 μ, est simple. On y reconnaît 2 types de cellules, probablement à des stades divers du cycle sécréteur. Les unes sont souvent très larges (jusqu'à 18 μ), avec des noyaux basaux en forme de galette mais assez pauvres en chromatine; entre de fines travées cytoplasmiques espacées, on ne distingue que de rares grains de sécrétion réagissant à l'APS et surtout au bleu alcian. Les autres sont très étroites, parfois filiformes, à noyaux basaux ratatinés et chromophiles; le cytoplasme est toujours plus dense que dans les cellules précédentes et, dans beaucoup de cas, tout le corps cellulaire est rempli de granulations cyanophiles réagissant fortement à l'APS, moins au bleu alcian.

AGAMIDÆ MALES

Agama bibroni (1 mâle au repos sexuel).

L'anatomie du cloaque du mâle, chez *Agama bibroni*, ne diffère que peu de celle qui a été décrite chez les Iguanidés du même sexe. Le proctodaeum est court et aplati transversalement, l'urodaeum large mais non bifide, chaque tubercule uro-génital étant en position latéro-dorsale. La vessie, petite mais bien marquée, débouche dans le cloaque au niveau du sphincter anal, donc en position plus antérieure que chez la majorité des Lézards.

Tout le proctodaeum est revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 40 à 50 μ. Le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 30 à 40 μ, assez semblable à celui qui a été décrit chez les femelles de *Calotes cristatellus*. L'épithélium de la vessie est moins haut que celui de la région anale, la couche basale disparaît progressivement tandis que des cellules ciliées, à gros noyaux centraux et clairs, s'intercalent entre les cellules muqueuses, en nombre de plus en plus grand au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'orifice.

Notre spécimen étant au repos sexuel, les segments sexuels du rein ainsi que les canaux collecteurs sont muqueux. La partie de l'uretère qui ne réagit pas aux hormones mâles est cependant reconnaissable, car les mucines y sont beaucoup plus abondantes et remplissent toute la moitié apicale des cellules. Celles-ci sont prismatiques, avec un noyau basal ovoïde, légèrement allongé dans le sens de la hauteur et modérément riche en chromatine.

Les glandes cloacales sont constituées par une masse ventrale aplatie, accolée au proctodaeum, et une masse dorsale, également aplatie, située en position craniale par rapport à la précédente et dépassant légèrement le niveau du tubercule génital. Toutes les deux sont formées de longs tubes

Source : MNHN, Paris

peu ramifiés, d'un diamètre variant de 80 à 130 μ, débouchant dans le proctodaeum par un petit nombre d'orifices étroits situés dans la région caudale de chaque glande. Les cellules épithéliales, hautes de 20 μ environ, sont prismatiques, avec de gros noyaux ovoïdes situés au tiers basal. Dans le cytoplasme clair on distingue un petit nombre de granulations sphériques, cyanophiles et réagissant à l'APS, mais non au bleu alcian, qui s'accumulent à l'extrémité apicale de la cellule en une masse dense.

L'hémipénis étant nettement involué, il est difficile de le comparer à celui des autres Lézards. On distingue, dans le corps de l'organe, des plis profonds et réguliers, tapissés d'un épithélium simple ou bistratifié et la lumière est virtuelle, comme chez les femelles.

Amphibolurus reticulatus (1 mâle au début de l'activité sexuelle).

Le proctodaeum est plus long et étroit que chez *Agama bibroni*. L'urodaeum est également moins large. La vessie n'est qu'ébauchée et débouche à l'emplacement habituel, en arrière du sphincter anal.

Seule, la partie caudale du proctodaeum est revêtue d'un épithélium malpighien kératinisé. Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux bistratifié, tout à fait comparable à celui de l'espèce précédente. Il en est de même en ce qui concerne les glandes cloacales.

Notre spécimen étant au début de l'activité sexuelle, le segment sexuel du rein et les canaux collecteurs sont déjà différenciés et seule la partie toute terminale de l'uretère est muqueuse. Les hémipénis, eux aussi, commencent à s'hypertrophier. Les plis du corps de l'organe se développent, une fine lumière apparaît entre eux. Dans l'épithélium de revêtement, on peut distinguer les couches correspondant à celles de l'épiderme et un mince *stratum corneum* apparaît par endroit.

CHAMAELEONIDÆ

CHAMAELEONIDÆ FEMELLES

Chamaeleo lateralis (3 femelles à des stades divers de l'activité sexuelle).

Le cloaque des Caméléons femelles est caractérisé par la longueur inusitée de la partie dorsale de l'urodaeum qui est largement hifide dans sa moitié craniale. Le tubercule génital, en position dorsale, débouche près du fond de chacun des divertieules de l'urodaeum, très en avant du niveau du sphincter anal. Le tube vaginal s'élargit légèrement à peu de distance du cloaque, mais la vaste poche aplatie, entourant l'intestin, que nous avons décrite chez les Iguanidés, n'existe pas. Chaque uretère débouche, par un orifice assez large mais peu saillant, à la partie caudale de l'urodaeum, par conséquent à une assez grande distance du tubercule génital. La vessie est très petite.

Le proctodaeum n'est revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé que dans sa partie caudale. Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium stratifié, haut de 30 à 50 μ, composé d'une ou deux couches basales de cellules pauvres en cytoplasme, à noyaux ovoïdes et clairs, surmontées de 2 à 3 couches de cellules cubiques, à petits noyaux sphériques ou

Source : MNHN, Paris

irréguliers, souvent riches en chromatine. L'apex de chacune de ces dernières cellules est rempli d'une petite masse, généralement hémisphérique et du diamètre approximatif du noyau, d'un mucopolysaccharide acide.

L'épithélium du tube vaginal, dont la hauteur varie avec le stade du cycle sexuel, comporte les habituelles cellules ciliées et muqueuses. Mais, dans une courte zone proche de l'orifice génital, de longs tubes en doigt de gant s'enfoncent dans le chorion (fig. 30). Leur revêtement est tout d'abord identique à celui du tube vaginal puis, dans la moitié borgne, ils sont tapissés de cellules cubiques, à cytoplasmes clairs et noyaux irréguliers pauvres en chromatine. Ces tubes contiennent des spermatozoïdes, même chez les femelles séparées des mâles et qui ont donné entre temps plusieurs pontes fécondes; ils jouent donc le rôle de réceptacles séminaux (Saint-Girons, 1962).

L'uretère, assez long, est recouvert d'un épithélium simple, formé de cellules prismatiques très hautes et étroites (25 à 30 $\mu \times 3$ à 4 μ), avec un noyau basal très allongé dans le sens de la hauteur et modérément riche en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie de fines granulations, assez peu denses, réagissant à l'APS et au bleu alcian.

La petite vessie est revêtue d'un épithélium bistratifié près de l'orifice, puis simple, composé de cellules ciliées et de cellules muqueuses.

Les glandes cloacales, tubuleuses ramifiées, entourent presque complètement le proctodaeum dans sa partie moyenne et sont très peu développées. L'épithélium glandulaire, haut de 18 à 20 μ, est composé d'une seule couche de cellules prismatiques, à petits noyaux basaux modérément riches en chromatine. En règle générale, les cytoplasmes ne contiennent que de rares granulations réagissant à l'APS mais ne se colorant pas par le bleu alcian; toutefois, un bon nombre de cellules, irrégulièrement réparties, sont pleines de grains de sécrétion.

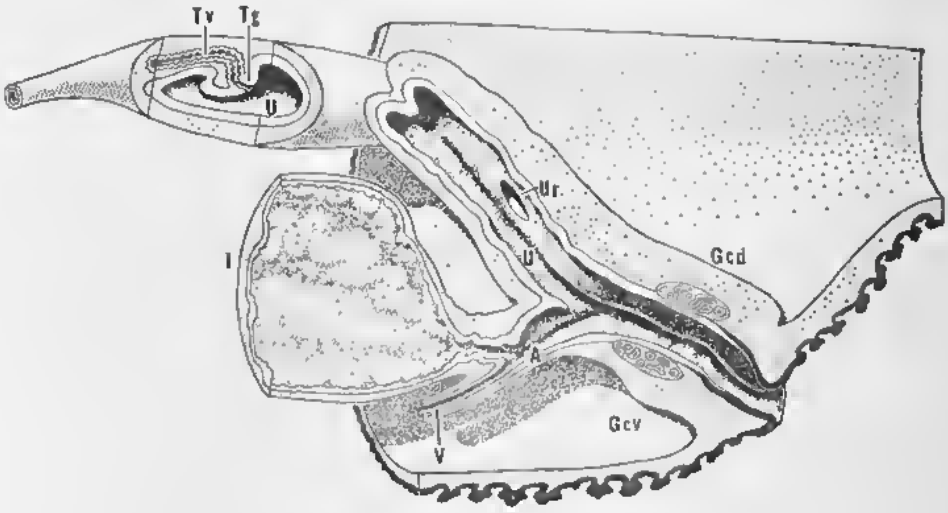


Fig. VIII. — *Chamaeleo lateralis*, femelle.

Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal.

Remarquer l'orifice de l'uretère et l'absence de papille urinaire.

La morphologie de l'urodaeum dorsal est tout à fait semblable à celle que présente cette région chez *Anolis stratulus*.

Source : MNHN, Paris

Chamaeleo basiliscus (1 femelle en activité sexuelle).

Anatomiquement, le cloaque de cette espèce est identique à celui de la précédente. Par contre, peut-être en raison d'un stade différent du cycle sexuel, il existe de notables différences histologiques.

Vers le tiers moyen du proctodaeum, l'épithélium malpighien kératinisé est remplacé par une muqueuse malpighienne, de même hauteur, dont les couches superficielles contiennent une quantité notable d'un mucopolysaccharide acide. Dans toute la région dorsale de l'urodaeum, l'épithélium est beaucoup plus haut que chez *Chamaeleo lateralis* et atteint 300 µ par endroit (fig. 20 et 21). Au-dessus de 2 couches basales de cellules légèrement prismatiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux ovoïdes et clairs, on trouve de 10 à 20 couches de cellules polyédriques dont la taille peut atteindre 20 µ dans la moitié supérieure de l'épithélium et dont l'aspect rappelle celui d'un parenchyme végétal. Dans les couches inférieures, dont les noyaux basaux sont irréguliers mais encore clairs, chaque cellule contient une ou plusieurs vacuoles ovoïdes, de 2 à 6 µ de grand diamètre, pleines d'un produit de sécrétion orangéophile et homogène, ne réagissant ni à l'APS ni au bleu alcian. Dans les couches moyennes et supérieures, la taille des vacuoles a tendance à diminuer, leurs bords deviennent irréguliers et le produit de sécrétion est érythrophile et non homogène. Dans la partie supérieure de l'épithélium, les noyaux sont devenus ratatinés et souvent pycnotiques; d'autre part, des quantités notables d'un mucus acide apparaissent dans la moitié apicale des cellules. Dans la couche toute superficielle, on retrouve, à côté du produit érythrophile, des vacuoles orangéophiles analogues à celles qui ont été décrites dans les premières assises de cellules polyédriques.

Les glandes cloacales ne sont pas plus développées que chez *Chamaeleo lateralis*, mais le produit de sécrétion est beaucoup plus abondant dans les cellules épithéliales, sous forme de très grosses granulations cyanophiles qui réagissent fortement à l'APS mais ne se colorent toujours pas par le bleu alcian.

CHAMAELEONIDÆ MALES

Chamaeleo lateralis (1 mâle en activité sexuelle).

Chez cette espèce, le cloaque des mâles diffère nettement de celui de la plupart des autres Lézards. Le proctodaeum est long, souvent replié en S, l'urodaeum allongé et largement bifide dans sa partie dorso-craniale; toutefois, ces 2 diverticules sont de dimension plus réduite que chez les femelles. Les papilles uro-génitales sont situées à la partie postérieure de l'urodaeum, en position dorsale. La vessie est franchement atrophiée.

Le proctodaeum est presque tout entier revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé. Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium stratifié très semblable à celui qui a été décrit chez les femelles. Cependant, l'accumulation de mucopolysaccharides acides est faible dans les couches moyennes de l'épithélium, tandis que l'apex des cellules de la couche superficielle en est riche.

Source : MNHN, Paris

La partie craniale de l'uretère présente la même structure que le segment sexuel du rein, mais toute la partie caudale, à partir des enveloppes du cloaque, est muqueuse. L'épithélium est simple, formé de cellules prismatiques de 22 à 26 μ de haut, á noyaux basaux ovoïdes et relativement riches en chromatine. Il existe souvent une petite vacuole supranucléaire et le tiers apical de la cellule est rempli d'un mucopolysaccharide acide trés dense.

Les glandes cloacales ont la même situation et la même forme que chez les femelles, mais elles sont un peu plus développées et surtout le produit de sécrétion y est beaucoup plus abondant. En effet, le quart apical de toutes les cellules épithéliales est rempli de grosses granulations non confluentes qui réagissent à l'APS mais ne se colorent pas par le bleu alcian. Le noyau, basal, est ovoïde, turgescent et clair.

Le corps de l'hémipénis est revêtu d'un épithélium pavimenteux stratifié, haut de 30 à 35 μ, qui ne diffère pas de celui de la racine et est recouvert d'un *corneum* mince.

Brookesia spectrum (1 mâle en activité sexuelle).

Chez cette espéce, la forme du cloaque des mâles se rapproche plus de celle qui a été décrite chez les Agamidés. Le proctodaeum et l'urodaeum sont encore assez longs, mais ce dernier n'est presque pas bifide et les papilles uro-génitales, saillantes, sont proches de son extrémité craniale. Il existe une trés petite vessie, débouchant à l'extrémité antérieure du sphincter anal.

A l'exception de la partie toute postérieure du proctodaeum, le cloaque est revêtu d'un épithélium muqueux, haut de 18 à 25 μ, composé de 3 couches de cellules cubiques, à noyaux ovoïdes souvent irréguliers (fig. 43). Des mucopolysaccharides acides sont relativement abondants dans les 2 couches superficielles, sous forme de flaques apicales d'une dimension comparable à celle des noyaux.

La vessie est tapissée d'un épithélium simple ou pseudo-stratifié, haut de 15 á 20 μ, composé en majeure partie de cellules ciliées entre lesquelles on rencontre quelques mucocytes prismatiques.

Bien que l'animal examiné soit en activité sexuelle, les glandes cloacales sont peu développées (fig. 43). Elles sont constituées par des tubes peu ramifiés, assez régulièrement circulaires et d'un diamétre de 50 à 60 μ. L'épithélium glandulaire est formé d'éléments prismatiques hauts de 18 à 20 μ, à petit noyaux basaux, hémisphériques ou aplatis et riches en chromatine, tout le reste de la cellule étant rempli de grosses granulations qui réagissent fortement à l'APS et au bleu alcian. La tétrazoréaction de Danielli et la recherche des protides sulfhydrilés, avec ou sans réduction, y donnent des résultats entièrement négatifs.

Source : MNHN, Paris

SCINCOMORPHA

L'infra-ordre des Scincomorpha est divisé en deux super-familles. La première, celle des Scincoidea, est représentée par les nombreux Scincidés que l'on trouve dans toutes les régions du globe à l'exception des zones froides et par 3 petites familles de Lézards vermiformes et fouisseurs, les Feylinidés d'Afrique centrale, les Dibamidés d'Asie du Sud-Est et les Anelytropsidés d'Amérique centrale.

La super-famille des Lacertoidea comprend les Lacertidés de l'Ancien Monde, les Teidés qui les remplacent dans le Nouveau Monde et 2 petites familles d'Afrique du Sud, les Cordylidés et les Gerrhosauridés.

SCINCIDÆ

SCINCIDÆ FEMELLES

Chalcides mionecton (1 femelle peu après l'accouplement).

Anatomiquement, le cloaque de *Chalcides mionecton* est du type classique, avec un proctodaeum assez long, un urodaeum modérément profond et non hifide. Les 2 tubercules génitaux, saillants, sont en position dorso-latérale, au niveau de l'extrémité postérieure du sphincter anal; l'uretère débouche à leur base. La vessie est bien développée, le tube vaginal analogue à celui qui a été décrit chez les Gekkonidés.

Un épithélium malpighien kératinisé, du type habituel, recouvre la partie caudale du proctodaeum. Il est assez vite remplacé par un épithélium muqueux stratifié d'épaisseur assez variable (30 à 50 μ), constitué par 3 à 6 assises basales de petites cellules ne contenant pas de mucopolysaccharides et par une couche superficielle de gros mucocytes prismatiques, hauts de 20 μ en moyenne, à noyaux basaux très aplatis et riches en chromatine (fig. 22). La partie ventrale de l'urodaeum et la région anale sont revêtues d'un épithélium du même type, mais moins haut et ne comprenant, sous la couche de mucocytes superficiels, qu'une à 3 assises de petites cellules cubiques.

Dans la partie dorsale de l'urodaeum, l'épithélium s'épaissit très notablement et atteint 60 à 80 μ. Au-dessus des couches basales, composées d'éléments prismatiques ou cubiques pauvres en cytoplasme, les cellules des couches intermédiaires sont polyédriques et nettement plus grandes; des mucopolysaccharides acides y font leur apparition en petite quantité.

Source : MNHN, Paris

Les mucocytes superficiels ne dépassent pas 15 μ de hauteur, mais sont beaucoup plus larges et manquent par place, sans que nous ayons vu d'images nettes de desquamation.

Les longues franges du tube vaginal, à axe conjonctif central, sont tapissées d'un épithélium simple, composé surtout de grandes cellules ciliées, hautes de 12 à 15 μ et larges de 4 à 5 μ. Les noyaux, ovoïdes, sont légèrement allongés dans le sens de la hauteur; ils remplissent la moitié basale du corps cellulaire, la moitié apicale étant claire. Les cellules muqueuses sont beaucoup moins hautes que les précédentes (6 à 10 μ), si bien qu'à leur niveau la surface de l'épithélium dessine des plis rentrants très nets; les noyaux sont basaux, ratatinés et chromophiles, toute la région supranucléaire étant remplie d'un mucus dense. Les spermatozoïdes sont abondants dans la lumière et surtout au fond des replis de l'épithélium. Ils se tiennent en majorité à la partie antérieure du tube vaginal proprement dit et à la partie postérieure de la région utéro-vaginale légèrement élargie et aplatie.

L'uretère, assez court, est revêtu d'un épithélium simple, formé de cellules prismatiques hautes de 24 à 28 μ. Les noyaux, ovoïdes ou irréguliers, sont riches en chromatine et situés assez loin de la basale. Dans beaucoup d'éléments, il existe une vacuole placée soit au-dessus, soit au-dessous du noyau. La moitié apicale des cellules contient de nombreuses granulations cyanophiles qui réagissent fortement à l'APS et retiennent le bleu alcian.

La vessie est tapissée d'un épithélium bistratifié, haut de 18 à 20 μ. Les cellules muqueuses, abondantes près de l'orifice, sont en grande partie remplacées plus loin par des cellules ciliées moins hautes dont les gros noyaux ovoïdes ou sphériques sont clairs et situés plus loin de la basale.

Les glandes cloacales se présentent sous la forme de longs tubes peu ramifiés, éparpillés tout autour du proctodaeum, plus proches de l'orifice du cloaque dans la région ventrale que dans la région dorsale. L'épithélium glandulaire est constitué de cellules prismatiques hautes de 15 à 20 μ, à noyaux basaux plus ou moins aplatis et irréguliers, riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie de grosses granulations serrées qui réagissent fortement à l'APS et se colorent par le bleu alcian.

Scincus officinalis (1 femelle au repos sexuel).

Anatomiquement, le cloaque de *Scincus officinalis* est très voisin de celui de *Chalcides mionecton*. Il existe des différences histologiques, dues vraisemblablement à ce que l'animal se trouve à un autre stade de son cycle sexuel.

La muqueuse malpighienne qui recouvre la plus grande partie du proctodaeum est tout à fait analogue à celle qui a été décrite chez l'espèce précédente, mais l'épithélium urodéal est beaucoup moins haut. On y retrouve la couche superficielle de mucocytes prismatiques; toutefois, leurs noyaux sont ovoïdes et beaucoup moins riches en chromatine. De plus, il n'y a qu'une ou 2 couches basales. Dans la vessie, les cellules muqueuses sont aussi nombreuses que les cellules ciliées.

Les glandes cloacales sont du même type, mais nettement involuées et le produit de sécrétion, doué de particularités histochimiques identiques, est très peu abondant.

Source : MNHN, Paris

SCINCIDÆ MALES

Lygosoma taeniolatum (1 mâle au début de l'activité sexuelle).

Comme chez tous les Scincidés mâles, le cloaque est nettement plus petit que celui de la femelle. Le proctodaeum paraît proportionnellement plus long, puisque l'urodaeum est nettement plus court et aplati. Le tubercule uro-génital, dorso-caudal, est assez saillant. La vessie est bien développée.

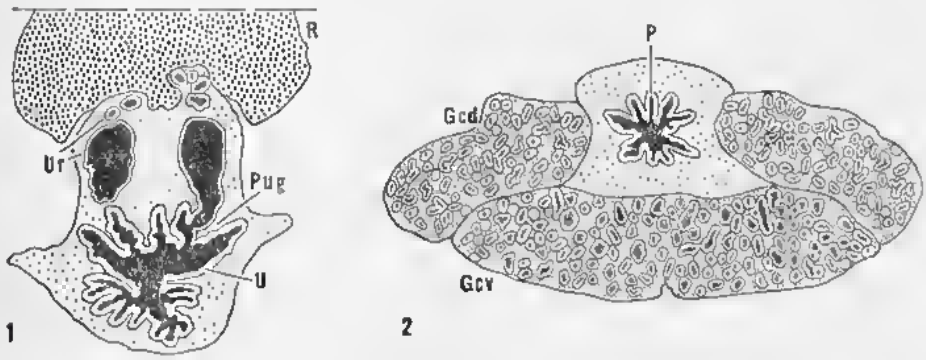


FIG. IX. — *Lygosoma taeniolatum*, mâle. Coupes transversales.

1 – Au niveau des papilles uro-génitales coalescentes.

2 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum. Remarquer le grand développement des glandes cloacales.

L'épithélium malpighien kératinisé, haut seulement de 16 à 18 μ, ne pénètre que très peu dans le proctodaeum. Tout le reste du cloaque est recouvert d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 20 à 25 μ, formé d'une couche basale de petites cellules cubiques et d'une couche superficielle de mucocytes prismatiques. Dans ces derniers, l'abondance des grains de sécrétion, faible dans la partie moyenne du proctodaeum, devient considérable dans l'urodaeum; il s'agit, comme toujours, de mucopolysaccharides acides.

Il n'y a pas encore de spermatozoïdes dans le canal déférent. Dans sa partie moyenne, celui-ci a un diamètre de 70 à 90 μ et est revêtu d'un épithélium simple, parfois pseudo-stratifié aux endroits où existent des plis peu accentués et dépourvus d'axes conjonctifs. Les cellules sont plus ou moins prismatiques, avec un cytoplasme clair et des noyaux proches de la basale, ovoïdes, légèrement allongés dans le sens de la hauteur et modérément riches en chromatine. Un peu avant d'arriver dans les enveloppes du cloaque, le diamètre du canal déférent augmente, il atteint 250 μ, puis un maximum de 500 μ. Dans un premier temps, l'épithélium se déplisse et les cellules, hautes de 15 μ en moyenne, sont régulièrement prismatiques. Puis, des festons apparaissent, minces, allongés, dépourvus d'axe conjonctif (fig. 44). A l'extrémité de ces saillies, les cellules ne sont plus guère constituées que par un noyau légèrement ratatiné et très riche en chromatine, mais nullement pycnotique. Elles se détachent en grand nombre et on les trouve sous cette forme dans la lumière, au milieu des grosses granulations APS positives sécrétées par l'épididyme.

Source : MNHN, Paris

L'uretère, légèrement moins court que chez les Gekkota, est en grande partie tapissé d'un épithélium comparable à celui du segment sexuel du rein, dont les cellules montrent de très grosses granulations érythrophiles bien individualisées. Il s'élargit moins et plus tard que le canal déférent. A ce niveau apparaît un épithélium simple ou pseudo-stratifié, haut de 18 à 24 μ, constitué de cellules prismatiques dont le caractère principal est la présence de très gros noyaux (8 à 10 μ × 4 à 5 μ), allongés dans le sens de la hauteur, très pauvres en chromatine et pourvus de 2 gros nucléoles extrêmement nets. Les noyaux occupent le moitié basale de chaque cellule et quelques fines granulations réagissant à l'APS et retenant le bleu alcian apparaissent à l'extrémité apicale. Les mucopolysaccharides restent rares jusqu'au sommet de la papille uro-génitale, où commence l'épithélium urodéal. Dans toute la partie caudale de l'uretère, la lumière est plus ou moins remplie par les grosses granulations érythrophiles secrétées par le segment sexuel.

L'épithélium de la vessie rappelle celui de la région ventrale de l'urodaeum et, comme lui, est bistratifié. Mais on y rencontre, dès l'orifice, des cellules ciliées en nombre égal à celui des cellules muqueuses. Ces dernières restent grandes et entièrement remplies d'un produit de sécrétion dense.

Le caractère le plus intéressant du cloaque des Scincidés mâles est représenté par les glandes cloacales (fig. 53 et 54). Celles-ci sont extrêmement développées — tout au moins chez les individus en activité sexuelle — et forment une grosse masse ventrale et deux masses latérales.

La glande ventrale est composée de tubes plus ou moins aplatis et très ramifiés dont le diamètre diminue vers le fond où la lumière devient virtuelle. Ces tubes débouchent, par de rares orifices étroits, à la partie ventro-caudale du proctodaeum. L'épithélium glandulaire, haut de 25 à 30 μ, est régulièrement bistratifié. Les cellules de l'assise inférieure sont cubiques et larges de 8 à 10 μ, avec des noyaux proches de la basale, très irréguliers et riches en chromatine. Le cytoplasme est parsemé de fines granulations sphériques qui réagissent modérément à l'APS et moins au bleu alcian. La couche superficielle qui surmonte cellule pour cellule la précédente, est un peu plus haute. Les noyaux ont disparu ou sont à un stade très avancé de pycnose et toute la cellule est remplie de granulations non tassées les unes contre les autres et pourvues des mêmes caractères histochimiques que les précédentes. Dans la plupart des cas, la membrane apicale reste bien visible et nous n'avons pas observé d'images de sécrétion holocrine. Sans être rare, le produit de sécrétion n'encombre pas la lumière. La tétrazoréaction de Danielli et la recherche des protides sulfhydrilés sans réduction donnent des résultats faiblement positifs dans les travées cytoplasmiques des cellules de la couche basale et entièrement négatifs dans la couche superficielle. Par contre après réduction, les résultats positifs de la méthode au ferricyanure ferrique dans les grains de sécrétion traduisent la présence de groupements S-S.

Les 2 glandes latérales sont encore plus ramifiées et il se différencie même un court canal excréteur qui débouche au fond d'un repli, à la face latéro-postérieure du proctodaeum. Souvent circulaires, d'un diamètre de 25 à 30 μ seulement, ces tubes sont tapissés intérieurement d'un épithélium simple, haut de 10 à 12 μ. Les cellules sont relativement étroites

Source : MNHN, Paris

et les noyaux, ovoïdes ou sphériques et d'assez grande taille, relativement pauvres en chromatine et pourvus d'un gros nucléole très net, sont proches les uns des autres. Ils siègent dans la moitié basale de la cellule dont l'extrémité apicale est remplie de granulations orangéophiles ne réagissant ni à l'APS, ni au bleu alcian. La tétrazoréaction de Danielli y donne des résultats faiblement positifs, alors que la recherche des protides sulfhydrilés est nettement positive, surtout après réduction.

Malgré l'hypertrophie sensible du segment sexuel du rein, les hémipénis semblent encore involués. L'épithélium du corps de l'organe, haut de 15 à 20 μ, est constitué d'une couche basale de cellules prismatiques, d'une couche de cellules polyédriques, d'une couche de cellules plus ou moins aplaties et d'un mince *corneum* superficiel où l'on distingue encore les noyaux. La lumière centrale, assez large, est remplie d'une série d'assises concentriques de cellules cornées dont les noyaux pycnotiques sont encore visibles. Dans les replis, les 2 faces épithéliales sont accolées l'une à l'autre, mais le *stratum corneum* subsiste.

Autres Scincidés mâles.

Chez les différents Scincidés mâles que nous avons examinés, seules les glandes cloacales et, parfois, les hémipénis varient quelque peu et méritent une nouvelle description.

Chez *Leiolopisma zelandica*, les glandes cloacales semblent à un stade de moindre stimulation histologique. Dans la glande ventrale, la lumière des tubes est large, la couche profonde de l'épithélium nettement involuée; la couche superficielle est constituée de cellules prismatiques, à noyaux basaux hémisphériques ou irréguliers, riches en chromatine mais non pycnotiques. Toute la région supranucléaire est remplie de grosses granulations très denses qui présentent les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides. Les glandes latérales donnent la même impression de faible activité, les noyaux sont rabougris et pressés les uns contre les autres et les grains de sécrétion orangéophiles sont peu abondants.

L'hémipénis n'a pas été coupé.

Chez *Leiolopisma rhomboidalis*, la glande ventrale présente un aspect un peu particulier. Il existe un tube collecteur court, les tubes glandulaires sont relativement larges, avec une lumière bien marquée; l'épithélium, simple, est constitué de cellules prismatiques hautes de 20 à 25 μ, à noyaux basaux plus ou moins ratatinés et chromophiles. Tout le corps cellulaire est rempli de petites mottes anguleuses, cyanophiles et réagissant très fortement à l'APS, mais ne se colorant pas par le bleu alcian.

Chez l'individu que nous avons examiné, le corps de l'hémipénis est fortement hypertrophié. L'épithélium, haut de 35 à 50 μ, diffère tout à fait de celui qui a été décrit chez *Lygosoma taeniolata*. La couche basale est formée de grandes cellules cubiques ou prismatiques, pauvres en cytoplasme mais pourvues de noyaux sphériques pouvant atteindre 10 μ de diamètre, ou ovoïdes et légèrement allongés dans le sens de la hauteur. La chromatine y est abondante, sous forme de mottes assez grosses. Il existe 2 ou 3 grands nucléoles. A ce *stratum basale* fait suite une couche de cellules polyédriques, puis 2 couches de cellules légèrement aplaties.

Source : MNHN, Paris

Les noyaux, ovoïdes, restent très gros, mais leur grand axe devient parallèle à la surface de l'épithélium; la chromatine est moins abondante que dans la couche basale et la taille des nucléoles augmente. Dans la couche sus-jacente, certaines cellules s'aplatissent beaucoup et donnent naissance à un *corneum* mince où l'on ne distingue pas de noyaux. Mais, dans la majorité des cas, les cellules font saillie à la surface de l'épithélium et achèvent de se kératiniser sous la forme de polyèdres irréguliers dont les dimensions varient de 8 à 12 μ. Contrairement à ce qui se passe chez d'autres espèces, ces proéminences cornées ne semblent pas solidement fichées dans l'épithélium et desquament facilement. On en trouve un grand nombre dans la lumière, à divers stades de dégénérescence. Par place, avec une abondance extrêmement variable, on aperçoit de grandes cellules claires qui occupent toute la hauteur de l'épithélium. Leurs noyaux, sphériques et centraux, sont très pauvres en chromatine. Il existe de nombreuses tonofibrilles et des ponts intercellulaires.

Chez *Scincus officinalis*, l'unique individu que nous ayons examiné était au repos sexuel. Les glandes cloacales sont très profondément involuées. Il semble, toutefois, que leur répartition soit notablement différente de celle qui a été décrite chez les espèces précédentes. L'emplacement de la glande ventrale n'est marqué que par de rares tubes isolés, alors que les 2 glandes latérales sont encore bien individualisées.

FEYLINIDÆ

Feylinia currori (2 femelles en début d'activité sexuelle).

Le proctodaeum est assez long, l'urodaeum large et légèrement aplati, non bifide, les 2 tubercules génitaux, assez volumineux, étant en position dorso-latérale, au niveau de l'extrémité caudale du sphincter anal. Les uretères débouchent à leur base, du côté caudal. La morphologie du tube vaginal est très semblable à celle qui a été décrite chez les Scincidés. Le tissu érectile est limité à 2 petites formations, latérales par rapport au proctodaeum et proches des glandes cloacales. La vessie est bien développée.

Le tiers caudal du proctodaeum est recouvert d'un épithélium malpighien kératinisé, haut d'une quinzaine de μ. Dans les deux tiers craniaux l'épithélium devient muqueux. Haut de 20 à 25 μ, il est constitué de 1 à 2 assises basales de petites cellules cubiques, à noyaux ratatinés et riches en chromatine et d'une couche superficielle de gros mucocytes. Ces derniers, cubiques et de grandes dimensions (10 à 12 μ), ont des noyaux basaux, hémisphériques ou aplatis. Le cytoplasme est rempli de granulations cyanophiles réagissant à l'APS et retenant le bleu alcian mais, chez un individu, toute la région centrale ou apicale de la cellule est constituée par une grosse sphère, atteignant 7 μ de diamètre, où l'on trouve des granulations ne réagissant qu'à l'APS et qui ne sont plus cyanophiles mais nettement orangéophiles. Il existe des images très nettes d'extrusion de ces sphères dans la lumière où certaines d'entre elles sont encore bien reconnaissables.

Source : MNHN, Paris

La partie ventrale de l'urodaeum et la région anale sont revêtues d'un épithélium tout à fait comparable à celui qui vient d'être décrit. Toutefois, les masses sphériques chargées d'un produit de sécrétion orangéophile atteignent jusqu'á 15 μ de diamétre.

Toute la partie dorsale de l'urodaeum est tapissée d'un épithélium stratifié, haut de 50 à 60 μ (fig. 23). Les 3 assises basales sont constituées de très petites cellules cubiques ou légèrement prismatiques, à noyaux irréguliers et modérément riches en chromatine. Aprés une seule couche de cellules à des stades intermédiaires variés, où des mucopolysaccharides acides apparaissent en masses denses, on trouve 1 à 3 assises de très grandes cellules polyédriques dont le diamétre atteint fréquemment 15

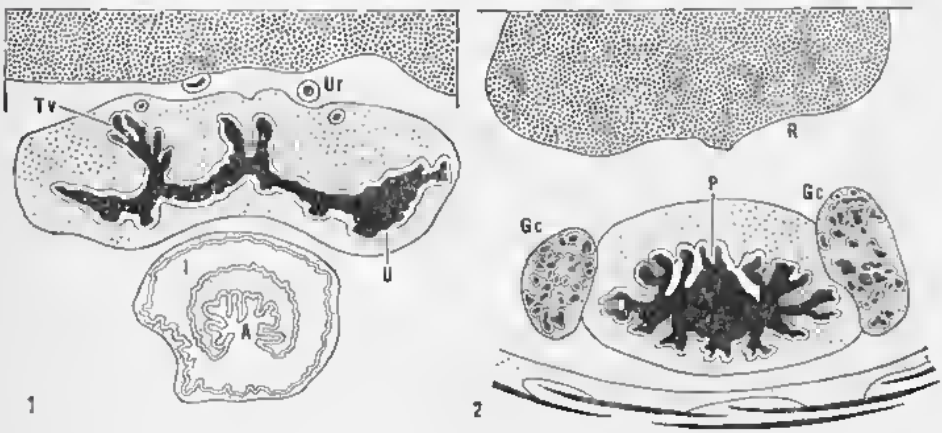


FIG. X. — *Feylinia currori*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de la partie craniale du sphincter anal et des tubercules génitaux peu saillants. Remarquer le grand développement de l'urodaeum dorsal, non bifide.

2 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum. Remarquer les glandes cloacales, latérales et au nombre de 2 seulement.

á 18 μ. Les noyaux, situés au pôle basal, sont ratatinés ou pycnotiques; les cytoplasmes apparaissent plus ou moins vacuolaires et l'abondance du produit de sécrétion diminue au fur et à mesure que l'on se rapproche de la couche superficielle. Les grosses masses sphériques, remplies d'un produit orangéophile et réagissant á l'APS mais qui ne retient pas le bleu alcian, sont relativement rares — alors qu'elles étaient très abondantes dans le proctodaeum — mais on en trouve quelques unes en voie de formation ou d'excrétion.

Dans les régions latérales et dorsales de l'urodaeum, le chorion est occupé par des glandes tubuleuses profondes, mais assez peu ramifiées. L'épithélium haut de 12 à 15 μ, est constitué de cellules prismatiques, à noyaux basaux hémisphériques ou légèrement aplatis et assez riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie de grosses granulations irrégulières ou de petites mottes érythrophiles qui réagissent légèrement à l'APS, mais ne retiennent pas le bleu alcian. La tétrazoréaction de Danielli y donne des résultats très faiblement positifs.

Source : MNHN, Paris

L'uretère est relativement court car, comme chez les Scincidés, les reins sont placés contre le cloaque. Il est tapissé d'un épithélium muqueux simple, haut de 15 à 20 μ.

Toute la vessie est revêtue d'un épithélium de hauteur variable, constitué de cellules muqueuses prismatiques, souvent pseudo-stratifiées, à noyaux ovoïdes proches de la basale. Les cellules ciliées sont très rares, tout au moins dans la moitié postérieure de l'organe.

Il n'existe que 2 glandes cloacales, presque sphériques, situées latéralement par rapport au proctodaeum. Elles sont constituées de tubes ramifiés, parfois aplatis, d'un diamètre moyen de 25 à 30 μ. L'épithélium glandulaire est formé de cellules prismatiques, hautes de 10 à 12 μ, à noyaux basaux aplatis et très riches en chromatine. Les cytoplasmes sont parsemés d'une petite quantité de granulations que, parmi les techniques utilisées ici, seule celle au bleu alcian met en évidence. Dans 20 pour cent des cellules environ, une masse serrée de granulations denses, cyanophiles et réagissant fortement à l'APS, mais retenant peu le bleu alcian, remplit le tiers ou les deux tiers apicaux, parfois même toute la région supranucléaire. Ce produit de sécrétion se retrouve dans la lumière des tubes, mais en quantité modérée. La tétrazoréaction de Danielli y donne des résultats positifs; il en est de même de la recherche des protides sulfhydrilés, surtout après réduction.

Feylinia currori (2 mâles au repos sexuel).

Le cloaque des mâles est légèrement plus petit que celui des femelles, mais il a la même morphologie générale. Le proctodaeum est assez court, l'urodaeum plutôt large et profond, non bifide. Les 2 tubercules urogénitaux, saillants, sont en position dorsale. La vessie est grande, le tissu érectile qui entoure le proctodaeum plus développé que chez les femelles.

A l'exception de la partie caudale du proctodaeum, tout le cloaque est revêtu d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 10 à 12 μ seulement; la couche basale est constituée de petites cellules cubiques, à noyaux irréguliers mais modérément riches en chromatine, la couche apicale par des mucocytes hauts de 7 à 8 μ, à noyaux basaux plus ou moins ovoïdes et peu chromophiles.

Le canal déférent est nettement involué, son diamètre ne dépasse pas 10 à 15 μ et, dans l'épithélium de revêtement, les noyaux sont tassés les uns contre les autres. Chez ces animaux au repos sexuel, l'uretère est comparable à celui des femelles.

Les glandes cloacales ont le même emplacement et la même structure que chez les femelles, mais elles sont visiblement à un stade de moins grande activité. Le diamètre des tubes est souvent inférieur à 20 μ et la lumière est presque toujours virtuelle. Les cellules glandulaires, hautes de 8 à 10 μ, contiennent en assez grande quantité des granulations qui retiennent le bleu alcian et il s'y mêle des grains de sécrétion APS positifs. On retrouve également les masses denses d'un produit de sécrétion cyanophile qui remplit plus ou moins complètement la région supranucléaire d'un certain nombre de cellules.

Les hémipénis sont franchement involués; dans le corps de l'organe, les 2 faces de l'épithélium sont en contact étroit et il n'y a pas de *stratum corneum*.

Source : MNHN, Paris

LACERTIDÆ

Lacerta muralis (2 femelles à la fin de l'activité sexuelle).

Le proctodaeum est long, replié en S à sa partie postérieure, l'urodaeum profond et largement bifide. Chaque tube vaginal débouche à l'extrémité craniale d'un des diverticules de l'urodaeum, si bien qu'il n'existe pas de tubercule génital saillant. Le tube vaginal est court et, dès la sortie des enveloppes du cloaque, s'élargit en une poche aplatie rappelant celle qui a été décrite chez les Iguanidés, mais moins développée. L'uretère s'ouvre à l'emplacement habituel, dans la région médio-dorsale de l'urodaeum, au sommet d'un repli bien marqué. Le tissu érectile est réduit à 2 grands lacs sanguins, ventro-latéraux par rapport à l'urodaeum. La vessie est grande.

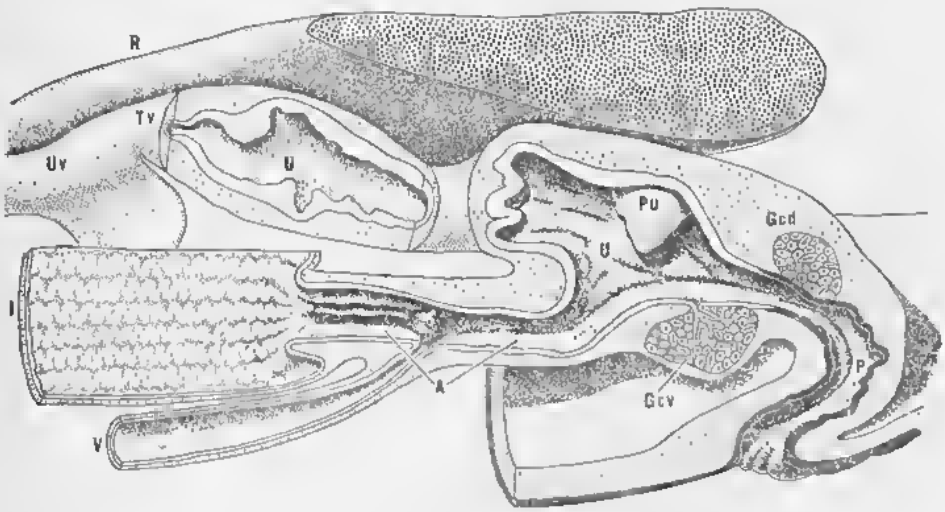


Fig. XI. — *Lacerta muralis*, femelle.
Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal.

Remarquer le grand développement de la région anale et de l'urodaeum dorsal, largement bifide, ainsi que l'absence de tubercule génital. Comme chez de nombreux Iguanidés, mais à un moindre degré, la région utéro-vaginale de l'oviducte, aplatie, entoure partiellement l'intestin terminal. Remarquer également la forme sinueuse du proctodaeum.

Le proctodaeum est presque tout entier recouvert d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 30 à 50 μ. Celui-ci se transforme de façon abrupte en un épithélium muqueux stratifié, haut de 15 à 20 μ, qui, outre l'extrémité craniale du proctodaeum, tapisse la face ventrale de l'urodaeum et la région anale (fig. 7). On y reconnaît 1 ou 2 couches basales de cellules cubiques, à gros noyaux ovoïdes et clairs et une couche superficielle de cellules prismatiques, hautes de 10 μ environ. La moitié basale de ces éléments est occupée par un gros noyau ovoïde, légèrement allongé dans le sens de la hauteur, la moitié apicale par une masse dense de granulations cyanophiles, réagissant à l'APS et retenant le bleu alcian.

Source : MNHN, Paris

Dans la partie dorsale de l'urodaeum, l'épithélium de revêtement s'hypertrophie beaucoup, sa hauteur atteint 50 à 100 μ et des traînées de tissu conjonctif et des capillaires y dessinent des indentations (fig. 24). Les nombreuses couches basales sont analogues á celles qui viennent d'être décrites. Les couches moyennes sont constituées de cellules de plus en plus grandes, á noyaux irréguliers mais pauvres en chromatine et des mucopolysaccharides acides y font leur apparition sous forme de grains de sécrétion sphériques et bien séparés. Ceux-ci se rassemblent en une couche dense dans la moitié apicale des cellules de la couche superficielle dont les noyaux restent ovoïdes et assez clairs.

L'uretère est extrêmement court. A l'intérieur de la papille urinaire, il est revêtu d'un épithélium stratifié du même type que celui de l'urodaeum, bien que beaucoup moins haut, qui se poursuit jusqu'au niveau des tubes collecteurs muqueux.

La vessie est tapissée d'un épithélium bistratifié, haut de 20 á 25 μ, la couche superficielle étant formée en nombre à peu près égal de cellules ciliées et de cellules muqueuses, les unes et les autres prismatiques, à noyaux basaux allongés dans le sens de la hauteur.

Les glandes cloacales affectent la forme d'un anneau assez large et irrégulier, interrompu seulement à la face dorsale du proctodaeum et incliné de telle sorte que la masse ventrale soit la plus éloignée de l'orifice du cloaque. Les tubes glandulaires sont très ramifiés et d'un diamétre moyen de 40 à 50 μ. L'épithélium, haut de 12 à 15 μ, est composé de 2 catégories cellulaires bien distinctes et régulièrement alternées. La première correspond à de grands éléments ovoïdes qui sécrétent, en quantité modérée et sous forme de gros grains ou de petites flaques, un produit de sécrétion cyanophile réagissant à l'APS mais ne retenant pas le bleu alcian; la tétrazoréaction de Danielli et la recherche des protides sulfhydrilés y donnent des résultats entièrement négatifs. Le noyau est basal, sphérique, très pauvre en chromatine et pourvu d'un gros nucléole. La seconde catégorie est constituée par des cellules prismatiques, encastrées entre les précédentes qui les compriment fortement dans la région centrale. Le noyau, basal, est ovoïde, allongé dans le sens de la hauteur, clair et également pourvu d'un gros nucléole. Le produit de sécrétion est composé de granulations érythrophiles régulières, parfois rassemblées en un mince liséré apical, parfois dispersées dans tout le corps cellulaire. Ces grains de sécrétion ne réagissent pas à l'APS, ni ne se colorent par le bleu alcian; la tétrazoréaction y donne des résultats fortement positifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats légèrement positifs sans réduction, nettement positifs après réduction.

Lacerta muralis (2 mâles en activité sexuelle, 2 mâles au repos sexuel).

Comme chez les femelles, le proctodaeum est long et replié en S, mais l'urodaeum est beaucoup plus étroit et non bifide. La papille uro-génitale est petite et bien marquée.

Le proctodaeum est presque entiérement recouvert d'un épithélium malpighien kératinisé. Chez tous les animaux examinés, le reste du cloaque est tapissé par un épithélium muqueux stratifié, en tout point comparable à celui qui a été décrit dans la région ventrale de l'urodaeum des femelles.

Source : MNHN, Paris

Chez les mâles au repos sexuel, le diamètre du canal déférent est voisin de 150 μ. L'épithélium, simple ou pseudo-stratifié, est haut de 20 à 25 μ et constitué de cellules prismatiques, à noyaux ovoïdes situés dans le tiers basal. L'uretère est revêtu d'un épithélium muqueux, simple, entre la base de la papille uro-génitale et les tubes collecteurs du rein.

Chez les mâles en activité sexuelle, le canal déférent n'est guère modifié à proximité du cloaque; l'activité spermatogénétique est d'ailleurs presque continue chez *Lacerta muralis*. Dans l'uretère, l'épithélium hypertrophié, analogue à celui du segment sexuel du rein, rejoint pratiquement l'épithélium stratifié qui recouvre la face interne de la papille uro-génitale.

Les glandes cloacales sont extrêmement développées chez les mâles en activité sexuelle et se présentent sous la forme de 2 masses ventrales accolées et de 2 masses dorso-latérales, les unes et les autres s'étendant jusqu'au niveau de l'intestin.

Les glandes ventrales, très ramifiées, sont constituées de tubes d'un diamètre irrégulier, dans lesquels l'épithélium dessine de multiples saillies supportées par un axe conjonctif. Les cellules glandulaires sont plus ou moins prismatiques et hautes de 12 à 18 μ, avec des noyaux basaux, sphériques ou légèrement aplatis, clairs et pourvus d'un gros nucléole. La plupart des cellules sont entièrement dépourvues de produit de sécrétion et on ne distingue qu'un fin réseau cytoplasmique, mais dans certaines d'entre elles il existe quelques granulations cyanophiles, réagissant à l'APS et retenant le bleu alcian, que l'on retrouve dans la lumière, en plus grande abondance. Les caractères histochimiques de ce produit de sécrétion correspondent à ceux des cellules muqueuses de la femelle. Par place, on trouve contre la basale quelques éléments très pauvres en cytoplasme, à noyaux ratatinés et chromophiles.

Les glandes dorsales ont une structure comparable, mais leur épithélium est pseudo-stratifié. On y rencontre, en surface, un grand nombre d'éléments comparables aux cellules « séreuses » décrites chez les femelles, mais nettement plus grands et beaucoup plus riches en grains de sécrétion. Il existe également, dans la région basale, d'assez nombreuses cellules plus petites, sphériques, à noyaux centraux irréguliers et modérément riches en chromatine. La présence, au sein des cytoplasmes, de granulations cyanophiles réagissant à l'APS et se colorant par le bleu alcian, conduit à penser qu'il s'agit de cellules de type muqueux, mais plus ou moins involuées dans les glandes dorsales.

Chez les mâles au repos sexuel, la diminution du volume des glandes cloacales est spectaculaire. Le diamètre des tubes diminue et les saillies épithéliales s'effacent. Les 2 catégories cellulaires sont présentes dans l'une et l'autre glande, en nombre à peu près égal. Elles sont constituées par de petits éléments prismatiques ou cubiques, à noyaux irréguliers et souvent riches en chromatine. La partie apicale de chaque cellule est remplie par l'un ou l'autre type de grains de sécrétion dont les affinités tinctoriales et les caractères histochimiques ont déjà été décrits.

Chez les mâles au repos sexuel, le corps de l'hémipénis est profondément involué. Dans les nombreux plis, les 2 faces sont intimement accolées, il n'y a pas de *stratum corneum*, ni même de délimitation visible, l'ensemble évoquant l'aspect d'un épithélium pavimenteux stratifié. Une lumière,

Source : MNHN, Paris

bordée d'une très mince couche cornée, dans laquelle les noyaux demeurent visibles, n'apparaît que dans la région centrale. La hauteur de l'épithélium y est voisine de 15 μ et l'aspect rappelle celui de l'épiderme banal.

Chez les mâles en activité sexuelle, la hauteur de l'épithélium du corps de l'hémipénis atteint 50 μ. Au-dessus d'une couche basale de cellules prismatiques, à noyaux ovoïdes modérément riches en chromatine, on trouve 3 assises de cellules cubiques dont les noyaux, sphériques, deviennent de plus en plus gros et clairs. Tous ces éléments présentent des tonofibrilles et des ponts intercellulaires. Dans la couche superficielle, ces gros noyaux, entourés d'une petite quantité de cytoplasme, s'avancent dans la lumière, dessinant des saillies régulières et proches les unes des autres. Dans des cônes bien formés on trouve des noyaux encore presque intacts, d'autres à divers stades de pycnoses et les cellules se kératinisent. Ce mode d'évolution semble constant et nous n'avons pas vu, comme chez d'autres Reptiles, un certain nombre de cellules qui s'aplatissent et finissent par donner une couche cornée, mince mais continue. La desquamation se fait par couches, si bien qu'il existe souvent 2 séries successives de saillies régulières, unies par leur base. Il y a peu de cellules claires dans l'épithélium qui entoure la lumière principale, mais dans les plis elles sont abondantes, au point d'entraver, parfois, le processus de kératinisation. Ce sont de grands éléments prismatiques, occupant toute la hauteur de l'épithélium, avec des noyaux ovoïdes et pauvres en chromatine, situés à des hauteurs variables dans la moitié basale du corps cellulaire.

TEIDÆ

Cnemidophorus tigris (1 femelle au repos sexuel).

Comme chez *Lacerta muralis*, le proctodaeum est assez long et recourbé en S. L'urodaeum est large et profond, incomplètement divisé en 2 par une cloison médiane renflée, au milieu de laquelle s'allonge un muscle circulaire longitudinal. Un tubercule génital saillant se détache au fond de chacun des 2 sillons ainsi formés, proche de l'extrémité craniale de l'urodaeum, en position dorso-latérale. Contre l'extrémité caudale de l'urodaeum, de part et d'autre de la cloison médiane, chaque uretère s'élargit à l'intérieur de la papille urinaire, en une très grosse ampoule dont nous n'avons pas trouvé l'équivalent chez les autres Sauriens. Il n'y a pas de tissu érectile anatomiquement différencié et seulement des petits lacs sanguins éparpillés. La morphologie de la région utéro-vaginale n'a pas été étudiée. La vessie est présente, mais très peu développée.

Le proctodaeum n'est recouvert d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 20 à 25 μ, qu'à son extrémité caudale. Le reste du proctodaeum, ainsi que la partie ventrale de l'urodaeum et la région anale, sont tapissés d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 15 μ environ. La couche basale est formée de cellules prismatiques relativement grandes, pourvues de noyaux centraux irréguliers mais clairs, légèrement allongés dans le sens de la hauteur. Les cellules de la couche superficielle sont cubiques, avec des noyaux basaux irréguliers et pauvres en chromatine, légèrement aplatis; des mucopolysaccharides acides n'existent, en petite quantité, qu'à l'extrémité apicale du corps cellulaire.

Source : MNHN, Paris

Dans la partie dorsale de l'urodaeum, l'épithélium de revêtement atteint une hauteur de 20 µ. Il existe 1 ou 2 couches de cellules basales, à noyaux étirés dans le sens de la hauteur, 1 ou 2 couches d'éléments intermédiaires, à noyaux sphériques plus ou moins plissés, et une couche superficielle très aplatie, à noyaux étirés parallèlement à la surface. Toutes les cellules sont pauvres en cytoplasme et leurs noyaux apparaissent clairs, avec de petites mottes de chromatine éparpillées. Des mucopolysaccharides acides n'existent que dans la couche superficielle, où ils sont rares.

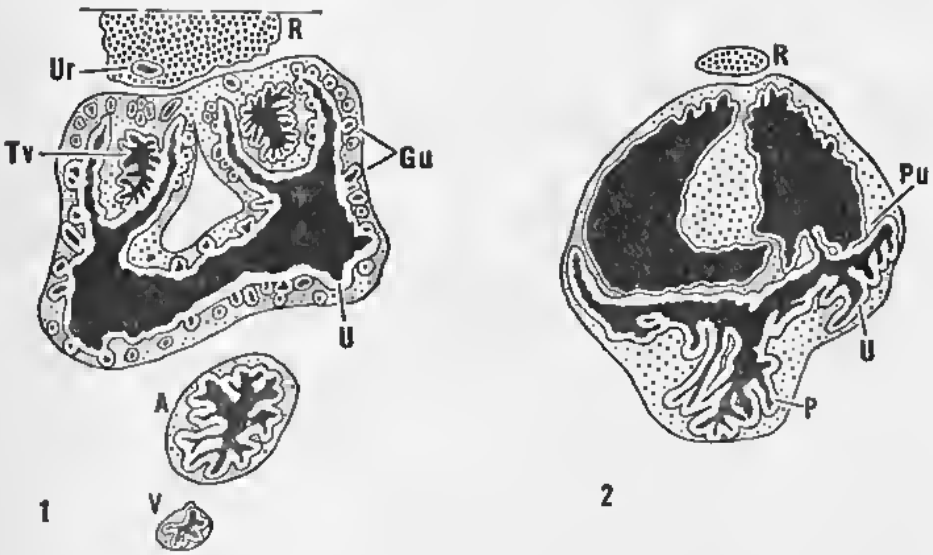


FIG. XII. — *Gnemidophorus tigris*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau des tubercules génitaux. Remarquer le cloisonnement accentué, mais incomplet, de la partie dorsale de l'urodaeum.

2 – Au niveau des papilles urinaires coalescentes. Remarquer la dilatation de l'uretère à l'intérieur de chaque papille.

Des glandes tubuleuses, assez profondes mais peu ramifiées, d'un diamètre de 40 à 50 µ, s'enfoncent dans le chorion de la région dorso-craniale de l'urodaeum. Elles sont tapissées intérieurement d'un épithélium simple, haut de 8 à 10 µ, formé de cellules prismatiques à noyaux basaux de formes variées mais non ratatinés et pauvres en chromatine. La moitié ou les deux tiers apicaux du corps cellulaire sont remplis de grosses granulations denses qui réagissent à l'APS et se colorent par le bleu alcian. L'aspect de ces glandes et celui de l'épithélium urodéal évoquent un stade de faible stimulation histologique.

Le tube vaginal présente l'aspect habituel. Son épithélium, haut de 8 à 10 µ seulement, comprend de nombreuses cellules ciliées, peu développées et des cellules muqueuses franchement involuées et ne contenant que très peu de mucopolysaccharides.

L'uretère est assez long et plus large que chez les autres Scincomorpha examinés ici, car les reins sont en majeure partie situés en avant du cloaque. Il est tapissé d'un épithélium simple, haut de 15 µ en moyenne, où l'on distingue à côté des mucocytes classiques de nombreuses cellules claires.

Source : MNHN, Paris

Ce revêtement s'étend à toute la surface de l'ampoule située dans la papille urinaire, à cela près que les cellules claires sont beaucoup moins nombreuses.

La vessie est réduite à une simple invagination de la partie ventro-craniale de l'urodaeum, à proximité immédiate du sphincter anal, et son revêtement épithélial est identique à celui qui a été décrit dans ces régions, c'est-à-dire bistratifié, dépourvu de cellules ciliées et très pauvre en mucopolysaccharides.

Les glandes cloacales (fig. 56) se présentent sous la forme d'une masse aplatie située le long de la face ventrale de l'extrémité caudale du proctodaeum. D'un diamètre variant de 40 à 60 µ, les tubes qui les composent sont longs et ramifiés. L'épithélium glandulaire, haut de 10 à 15 µ, est formé de cellules de formes variables, prismatiques ou ovoïdes, pourvues soit d'un noyau basal hémisphérique, soit d'un noyau ovoïde situé à des hauteurs variables dans le corps cellulaire. Les cytoplasmes sont cyanophiles et légèrement APS positifs. Certaines cellules sont entièrement dépourvues de grains de sécrétion visibles, mais la plupart d'entre elles contiennent, en abondance très variable, des granulations sphériques et bien individualisées dont la taille va de la fine poussière aux gros grains de plus d'un µ de diamètre. Ce produit de sécrétion est fortement érythrophile et réagit vivement à l'APS, mais ne se colore pas par le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats nettement positifs (fig. 55).

Source : MNHN, Paris

ANGUIMORPHA

La systématique des familles étudiées dans ce chapitre est encore sujette à discussions. Nous adopterons ici la classification de Mc Dowell et Bogert (1954) qui réunissent dans l'infra-ordre des Anguimorpha 2 superfamilles autrefois totalement séparées : les Anguioidea et les Varanoidea. La première comprend les Anguidés, souvent apodes mais non fouisseurs, d'Amérique et des régions tempérées de l'Ancien Monde, les Anniellidés, petites espèces aveugles et fouisseuses de Californie, et les Xenosauridés dont les 2 genres, bien différents, se trouvent l'un au Mexique et l'autre en Chine. La seconde groupe les Varans de l'Ancien Monde, les Hélodermes du Sud-Ouest de l'Amérique du Nord et le *Lanthonotus* de Bornéo.

ANGUIDÆ

Ophisaurus koellikeri (2 femelles à un stade proche du repos sexuel).

Le proctodaeum est relativement court, l'urodaeum profond et large non bifide. Le tubercule génital, petit mais net et saillant, est situé au tiers rostral de l'urodaeum, en position ventro-latérale. La papille urinaire est un peu plus grande et située au tiers postérieur de l'urodaeum, en position dorso-latérale. Le tube vaginal est de structure classique. La vessie est bien développée. Le tissu érectile, constitué par de longues laeunes sanguines allongées, est situé au niveau de la partie caudale du proctodaeum et en position ventro-latérale.

Un épithélium malpighien kératinisé, haut de 15 à 20 μ seulement mais de structure classique, recouvre le tiers caudal du proctodaeum. Il se transforme très rapidement en un épithélium muqueux bistratifié, légèrement plus haut, dont la couche superficielle est formée de cellules prismatiques, à noyaux sphériques basaux, remplies d'un produit de sécrétion qui réagit fortement à l'APS et se colore par le bleu alcian. Cet épithélium tapisse la partie caudale du proctodaeum, la région ventrale de l'urodaeum et la région anale.

La région dorsale de l'urodaeum est revêtue d'un épithélium du même type que celui qui vient d'être décrit, mais plus haut (30 à 40 μ); sous la couche de mucocytes superficiels on trouve 2 à 3 assises de cellules cubiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux ovoïdes assez clairs.

Source : MNHN, Paris

Des glandes urodéales tubuleuses, assez profondes mais peu ramifiées, s'enfoncent dans le chorion de la moitié craniale de l'urodaeum dorsal. D'un diamètre variant de 50 à 90 μ, elles sont apparemment plus ou moins involuées et sont intérieurement recouvertes par des mucocytes prismatiques, hauts de 10 à 12 μ et pourvus de noyaux basaux, généralement sphériques et pauvres en chromatine. Ces glandes n'ont pas de véritable canal excréteur et ressemblent à de profondes invaginations de l'épithélium urodéal.

Les reins sont situés en avant du cloaque et, de ce fait, l'uretère est long. Plus ou moins aplati, il est recouvert d'un épithélium pseudo-stratifié dont la hauteur atteint souvent 40 μ. Les noyaux, situés à des hauteurs variables, sont ovoïdes, pauvres en chromatine et pourvus d'un nucléole très net. Le produit de sécrétion est un mucopolysaccharide acide, pas très abondant et non toujours rassemblé à l'extrémité apicale des corps cellulaires. L'uretère s'élargit nettement à l'intérieur des enveloppes du cloaque et son épithélium devient très semblable à celui qui a été décrit pour la région ventrale de l'urodaeum, c'est-à-dire bistratifié, avec une couche superficielle de gros mucocytes à noyaux basaux, toute la région supranucléaire étant remplie d'un produit de sécrétion dense.

La vessie est tapissée d'un épithélium bistratifié, haut de 20 à 25 μ. Dans la couche superficielle, on distingue des cellules muqueuses moins riches en mucopolysaccharides que celles de la région anale, alternant avec des cellules ciliées, ovoïdes, à gros noyaux sphériques et clairs.

Les glandes cloacales (fig. 50) sont nettement individualisées en 8 formations, dont 6 sont allongées sur la face ventrale du proctodaeum et 2 autres, plus courtes, se trouvent en position dorso-latérale. Il existe en outre 4 petits amas glandulaires sur la face dorsale du proctodaeum. Chaque glande est constituée d'un canal collecteur central qui envoie de nombreux diverticules latéraux, l'ensemble affectant la forme d'une massue. De ce fait, les tubes glandulaires sont relativement courts et de dimensions variables. Les canaux excréteurs débouchent au tiers postérieur du proctodaeum.

Dans la première partie de la glande, l'épithélium, haut de 12 à 15 μ et souvent pseudo-stratifié, est composé de cellules à des stades très divers de leur cycle sécrétoire. La forme de la cellule est très variable, tout comme la taille et l'aspect des noyaux. Le seul caractère commun est la présence de grains et de flaques, éparpillés en petite quantité ou rassemblés en une masse compacte dans la région apicale. Ce produit de sécrétion est cyanophile, réagit fortement à l'APS et se colore par le bleu alcian; la tétrazoréaction, comme la recherche des protides sulfhydrilés, y donnent des résultats entièrement négatifs.

La partie profonde de la glande, représentant environ les deux tiers en longueur et les trois quarts en volume, est constituée de cellules toutes différentes, régulièrement prismatiques et pourvues de noyaux sphériques souvent centraux. Des grains de sécrétion, d'abondance et de taille très variables mais dont la plupart dépasse 1 μ de diamètre, sont éparpillés dans toute la cellule, même dans la région infranucléaire. Ces granulations sont fortement érythrophiles, ne réagissent pas à l'APS et ne retiennent pas le bleu alcian; la tétrazoréaction y donne des résultats fortement positifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats positifs seule-

Source : MNHN, Paris

ment après réduction. La membrane apicale des cellules est peu nette et on a souvent l'impression que les grains de sécrétion passent librement dans la lumière.

Les 2 catégories cellulaires coexistent naturellement dans une zone plus ou moins étendue. Dans les glandes dorsales peu développées il n'y a presque pas de cellules érythrophiles. On trouve de nombreux grains de glycogène dans toutes les glandes cloacales.

Gerrhonotus multicarinatus (1 femelle au repos sexuel).

Anatomiquement, le cloaque de *Gerrhonotus multicarinatus* est tout à fait comparable à celui de l'espèce précédente. Toutefois, les papilles urinaires sont proportionnellement plus petites et les glandes cloacales différemment réparties.

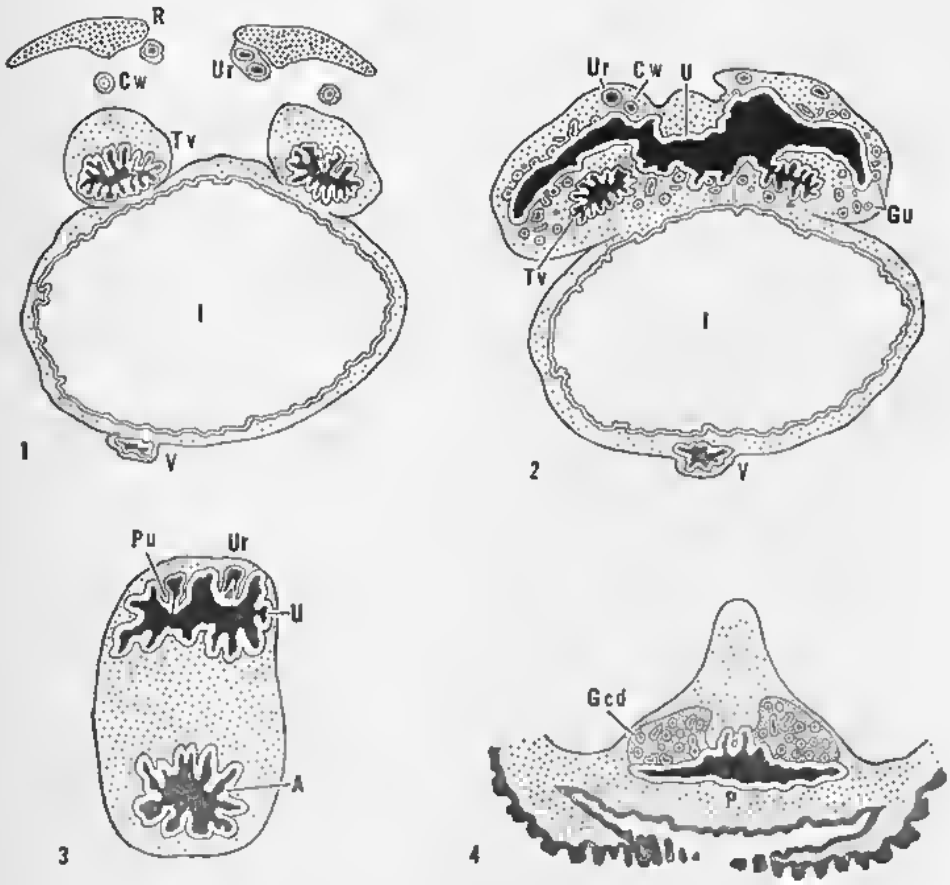


FIG. XIII. — *Gerrhonotus multicarinatus*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau du tube vaginal.

2 – Au niveau de l'intestin terminal et des tubercules génitaux. Remarquer le développement du sinus génital, non bifide, et la position ventrale des tubercules génitaux.

3 – Au niveau des papilles urinaires et de la partie caudale de la région anale.

4 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum, qui, sinueux, se trouve partiellement recoupé à son extrémité caudale.

Source : MNHN, Paris

A l'épithélium kératinisé, identique á l'épiderme, qui recouvre les lévres du cloaque, fait suite sur la face postéro-ventrale du proctodaeum et surtout dans les dépressions latéro-postérieures oú un début d'invagination correspond aux hémipénis des mâles, un épithélium pavimenteux haut de 50 á 100 μ. Les cytoplasmes, peu abondants se chargent, au fur et à mesure que l'on s'approche de la surface, d'une quantité croissante d'un produit de sécrétion cyanophile qui réagit á l'APS mais ne se colore pas par le bleu alcian. Dans le proctodaeum, la couche superficielle desquame avant que les cellules ne se soient aplaties mais, dans l'invagination correspondant á l'hémipénis, la couche superficielle reste plus longtemps en place; toutefois, le processus de kératinisation n'atteint pas son terme et l'aspect rappelle d'assez prés celui des glandes anales des Serpents.

La majeure partie du proctodaeum, la région ventrale de l'urodaeum et le sphincter anal sont revêtus d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 20 á 30 μ, la couche superficielle étant constituée de gros mucocytes prismatiques à noyaux basaux. Dans l'urodaeum dorsal (fig. 26), cet épithélium devient beaucoup plus haut et légèrement festonné (50 à 70 μ). Entre l'assise basale et l'assise superficielle existent 2 ou 3 couches de cellules pavimenteuses contenant une petite quantité de mucopolysaccharides acides. Par place, certaines de ces cellules s'hypertrophient (leur diamétre peut dépasser 25 μ) et se vacuolisent.

Dans les deux tiers craniaux de l'urodaeum dorsal, de nombreuses glandes tubuleuses, longues et ramifiées, pénètrent dans le chorion (fig. 26). Leur diamètre est trés variable; l'épithélium comprend une couche discontinue de cellules basales aplaties et une couche réguliére de mucocytes prismatiques assez larges, à noyaux basaux hémisphériques. Toute la région supranucléaire de ces éléments est remplie par un mucopolysaccharide acide beaucoup moins abondant que dans l'urodaeum. Par place, certaines cellules s'hypertrophient, comme dans l'épithélium urodéal.

La vessie est recouverte par un épithélium haut de 20 à 25 μ oú l'on distingue, au-dessus d'une couche de cellules basales discontinue, de gros mucocytes et des cellules ciliées, étirées entre les précédents et à noyaux allongés dans le sens de la hauteur. Ces 2 éléments sont en nombre á peu prés égal.

Les glandes cloacales sont constituées par 2 grosses masses situées contre la face latéro-dorsale de la partie toute postérieure du proctodaeum et par 4 petites glandes ventrales, en position antérieure par rapport aux précédentes. Chaque glande dorsale, à orifice unique, est formée de tubes très ramifiés, de diamètre variable. L'épithélium, pseudo-stratifié, est haut d'une vingtaine de μ. On y reconnaît des cellules prismatiques, á noyaux ovoïdes basaux, sécrétant en petite quantité de fines granulations cyanophiles qui réagissent á l'APS et retiennent le bleu alcian et des cellules de forme identique mais dont le produit de sécrétion est constitué par de grosses granulations sphériques, érythrophiles, ne réagissant pas à l'APS et ne se colorant pas par le bleu alcian. Les cellules cyanophiles sont beaucoup plus nombreuses.

Les glandes ventrales, bien plus petites, sont moins ramifiées. On y retrouve les 2 types cellulaires déjá décrits mais, d'une part les produits de sécrétion sont plus abondants que dans les glandes dorsales, d'autre part les cellules érythrophiles dominent nettement. Leurs grosses granulations remplissent partiellement la lumiére des tubes.

Source : MNHN, Paris

ANNIELLIDÆ

Anniella pulchra (2 femelles au repos sexuel).

Le cloaque d'*Anniella pulchra* est visiblement du même type que celui des Anguidés, avec un urodaeum large mais non bifide. Toutefois, les 2 tubercules génitaux ne sont plus en position ventro-latérale mais, accolés, il forment une saillie allongée sur la face ventrale de la poche dorso-craniale de l'urodaeum. La papille urinaire est petite, en position dorso-latérale comme d'habitude. La vessie est bien développée, le tube vaginal de structure classique.

Le proctodaeum n'est revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé que dans sa partie caudale. Tout le reste du cloaque est recouvert par un épithélium muqueux bistratifié, haut de 15 à 18 μ. On y distingue une couche basale de cellules cubiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux plus ou moins sphériques mais non turgescents, et une couche de mucocytes superficiels, à noyaux hémisphériques basaux, toute la région supranucléaire étant remplie d'un produit de sécrétion dense correspondant à un mucopolysaccharide acide. Il n'y a pas de glandes urodéales.

Chez les animaux au repos sexuel que nous avons examinés, l'épithélium du tube vaginal est haut seulement de 8 à 10 μ. Les cellules muqueuses sont tassées les unes contre les autres, avec des noyaux irréguliers et riches en chromatine et les cellules ciliées sont très rares.

Les reins sont situés en avant du cloaque et l'uretère est long, élargi dans sa partie postérieure. Il est tapissé d'un épithélium muqueux simple, haut de 10 à 12 μ, constitué de cellules cubiques à gros noyaux centraux et pauvres en chromatine. Seule l'extrémité toute apicale des corps cellulaires contient une masse dense de mucopolysaccharides acides.

Tout au moins dans sa partie caudale, la vessie est revêtue d'un épithélium bistratifié, haut de 15 à 20 μ. Les cellules de la couche superficielle, constituée par moitié de cellules muqueuses et de cellules ciliées, sont à peine plus hautes que les cellules de la couche basale. Dans l'ensemble, tous les noyaux sont arrondis et assez pauvres en chromatine.

Les glandes cloacales, assez comparables à celles de *Ophisaurus koellikeri*, sont constituées par 2 masses dorso-latérales et par 8 petites glandes ventrales, situées un peu plus près de l'orifice du cloaque que les précédentes. Les tubes glandulaires, profonds et ramifiés, se rattachent à un canal collecteur central moins net que chez *Ophisaurus*. Leur lumière est plutôt large et la hauteur de l'épithélium ne dépasse pas 12 à 16 μ. On y trouve des cellules « séreuses », prismatiques et assez larges, pourvues de granulations érythrophiles fines et peu denses, dont les noyaux présentent des formes et des emplacements variés, ainsi que des cellules muqueuses, beaucoup moins nombreuses, généralement encastrées entre les précédentes, à noyaux riches en chromatine, allongés dans le sens de la hauteur et parfois même presque filiforme. Le mucus élaboré correspond à un mucopolysaccharide acide; dans les 2 catégories cellulaires, la tétrazoréaction et la recherche des protides sulfhydrilés donnent des résultats négatifs.

Source : MNHN, Paris

Anniella pulchra (1 mâle en fin d'activité sexuelle).

Le cloaque du mâle ne diffère pas essentiellement de celui de la femelle et l'urodaeum est encore assez large et profond. Chaque tubercule uro-génital y fait saillie, en position dorso-latérale.

Le revêtement épithélial du cloaque du mâle est identique à celui de la femelle.

Il existe de nombreux spermatozoïdes dans le canal déférent dont l'épithélium est constitué de 2 couches de cellules cubiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux ovoïdes et chromophiles tassés les uns contre les autres.

L'uretère, malgré sa longueur, n'est muqueux qu'à proximité immédiate de la papille uro-génitale. Dans ses parties moyennes et craniales, il est revêtu de grandes cellules prismatiques analogues à celles du segment sexuel du rein.

Les glandes cloacales sont un peu plus développées que chez les femelles au repos sexuel. L'épithélium des tubes glandulaires est haut de 15 à 20 µ, les cellules sont régulièrement prismatiques, avec des noyaux basaux, hémisphériques ou plus ou moins aplatis et assez riches en chromatine. Dans les 2 catégories cellulaires, le produit de sécrétion est nettement plus abondant que chez les femelles, mais la différence est surtout importante en ce qui concerne les cellules muqueuses. A certains endroits, ces éléments sont seuls représentés dans un tube et leur abondance est maximale dans la partie craniale des glandes ventrales. Des images extrêmement nettes de formes de transition entre cellules muqueuses et cellules « séreuses » existent en de nombreux emplacements.

Le corps des hémipénis est constitué par un épithélium pavimenteux haut de 24 à 28 µ. Jusqu'au voisinage de la surface, les noyaux sont gros, turgescents, très pauvres en chromatine et pourvus de 2 nucléoles très nets et ils sont encore reconnaissables dans le *stratum corneum* très mince. La lumière, peu large, est remplie par 2 ou 3 couches concentriques de cellules cornées.

VARANIDÆ

Varanus griseus (1 femelle au repos sexuel).

Le proctodaeum est relativement court, l'urodaeum bifide mais pas particulièrement grand, compte tenu de la taille de l'animal. Le tubercule génital, saillant, est en position latérale et assez proche de l'extrémité craniale des 2 poches urodéales. La papille urinaire est dorso-latérale et située postérieurement par rapport à l'orifice génital. Le tube vaginal est de structure classique. Il n'y a pas de vessie.

Seules les lèvres du proctodaeum sont revêtues d'un épithélium malpighien kératinisé. Tout le reste du cloaque est recouvert d'un épithélium muqueux stratifié, haut de 40 à 50 µ (fig. 25). On y reconnaît 2 couches basales de cellules légèrement prismatiques, à noyaux ovoïdes pauvres en chromatine et une couche superficielle de mucocytes hauts de 25 µ en moyenne, à noyaux basaux soit ovoïdes et clairs, soit très allongés dans le sens de la hauteur et riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie d'une masse dense d'un mucopolysaccharide acide.

Source : MNHN, Paris

Des glandes urodéales pénètrent dans le chorion, tout autour de la partie craniale de l'urodaeum dorsal (fig. 25). Elles correspondent apparamment à de profondes invaginations ramifiées de l'épithélium urodéal avec lequel elles sont en continuité. L'épithélium glandulaire, haut de 20 à 30 μ, est constitué d'une couche basale de cellules cubiques, aux petits noyaux ovoïdes relativement pauvres en chromatine et d'une couche de grands mucocytes superficiels, qui semblent identiques à ceux de l'épithélium urodéal.

En raison d'un prélèvement défectueux, les glandes cloacales n'ont pu être étudiées.

Varanus griseus (2 mâles au début de l'activité sexuelle).

Anatomiquement, le cloaque du mâle ne diffère de celui de la femelle que par un urodaeum moins profond et non bifide. Le tubercule urogénital, assez saillant, est en position dorso-latérale. Il n'y a pas de vessie. Comme chez tous les Anguimorpha, les reins sont situés en avant du cloaque.

L'épithélium malpighien kératinisé d'un type assez particulier (voir p. 126) qui recouvre les lèvres du cloaque se transforme très vite en un épithélium muqueux stratifié qui tapisse tout le cloaque et est identique à celui décrit chez la femelle.

Le canal déférent contient un bon nombre d'éléments abortifs de la lignée séminale, mais il n'est pas dilaté. Il est tapissé d'un épithélium pseudo-stratifié, haut de 20 à 25 μ. Les noyaux, situés dans la région centrale ou basale de chaque cellule, sont irréguliers, généralement allongés dans le sens de la hauteur et assez riches en chromatine. Dans la région apicale apparaissent, en petite quantité, de fines granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS et se colorent faiblement par le bleu alcian.

L'uretère est long et revêtu d'un épithélium bistratifié, haut de 30 μ en moyenne. Les cellules de la couche basale sont cubiques, avec un noyau irrégulier et assez riche en chromatine. La couche superficielle est formée de mucocytes prismatiques, hauts de 20 à 25 μ, dont les noyaux, basaux, sont identiques à ceux des cellules sous-jacentes. Toute la région supranucléaire est remplie d'une masse dense d'un mucopolysaccharide acide. L'uretère s'élargit et s'aplatit à proximité de la papille uro-génitale, sans que la nature de son revêtement épithélial change.

Les glandes cloacales (fig. 51), tubuleuses et très ramifiées, sont constituées par 2 masses en forme de croissant, l'une ventrale, l'autre dorsale, plus ou moins en contact latéralement. Chacune de ces formations comprend plusieurs glandes mal individualisées dans leur partie profonde, mais dont chacune est pourvue d'un canal collecteur beaucoup plus large que les tubes glandulaires et d'un orifice excréteur. Les tubes glandulaires, dont le diamètre varie de 50 à 90 μ, sont tapissés d'un épithélium simple, formé de grandes cellules plus ou moins prismatiques, de 15 à 20 μ × 8 à 12 μ, à noyaux basaux ovoïdes ou aplatis, modérément riches en chromatine. Tout le corps cellulaire contient de nombreux grains ou mottes d'un produit de sécrétion cyanophile qui réagit fortement à l'APS et se colore par le bleu alcian; la tétrazoréaction y donne des résultats entièrement négatifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats faiblement positifs après réduction.

Source : MNHN, Paris

HELODERMATIDÆ

Heloderma suspectum (1 mâle au repos sexuel).

Anatomiquement, le cloaque de *Heloderma suspectum* ressemble beaucoup à celui de *Varanus griseus* et il est également dépourvu de vessie.

On constate la même similitude en ce qui concerne les caractères histologiques et, à l'épithélium malpighien kératinisé des lèvres du cloaque, fait suite un épithélium muqueux stratifié presque identique à celui qui a été décrit chez *Varanus griseus* et simplement un peu moins haut.

On distingue 4 glandes cloacales tubuleuses, situées 2 par 2 en position latéro-dorsale, plus 8 ou 10 glandes ventrales un peu plus massives que les précédentes. Ces différentes formations sont mal individualisées en dépit de la présence d'un canal collecteur dans chacune d'entre elles et, de ce fait, leur nombre exact est difficile à préciser.

Dans les parties moyennes et profondes des glandes ventrales, l'épithélium des tubes, haut de 15 à 20 μ, est constitué d'une couche de cellules prismatiques assez larges, à noyaux basaux aplatis et riches en chromatine. De grosses granulations régulières et serrées, cyanophiles, réagissant fortement à l'APS mais ne retenant pas le bleu alcian, remplissent toute la région supranucléaire. La tétrazoréaction y donne des résultats entièrement négatifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats faiblement positifs sans réduction et nettement positifs après réduction.

Dans les glandes latéro-dorsales et dans la partie antérieure des glandes ventrales, l'épithélium est moins haut (8 à 10 μ), mais souvent festonné ou creusé de très petites cryptes. Il est composé en majeure partie de cellules cubiques, à noyaux ovoïdes relativement pauvres en chromatine. Il n'existe qu'une très petite quantité de granulations érythrophiles, rassemblées à l'extrémité tout apicale du corps cellulaire. Ces grains de sécrétion réagissent légèrement à l'APS et ne se colorent pas par le bleu alcian. La tétrazoréaction, comme la recherche des protides sulfhydrilés, y donnent des résultats entièrement négatifs.

La répartition des 2 types cellulaires n'est pas toujours stricte. Il existe souvent des cellules érythrophiles involuées sous la couche continue des cellules cyanophiles, et on rencontre un petit nombre de ces dernières dans les glandes latéro-dorsales. Il semble même y avoir des formes de transition entre l'un et l'autre type, et seule l'étude de l'évolution des glandes cloacales au cours du cycle annuel permettrait une interprétation sûre. Nous serions assez tentés de croire qu'il s'agit d'un phénomène comparable à celui qui a été décrit chez *Lacerta muralis* avec peut-être, en plus, une tendance à la différenciation d'une couche de cellules érythrophiles au fond des petites cryptes épithéliales et sous la couche des cellules cyanophiles.

Source : MNHN, Paris

AMPHISBAENIA

Les Amphisbéniens, autrefois considérés comme une simple famille de Lézards, plus ou moins apparentée aux Scincidés, ont été élevés récemment au rang d'infra-ordre ou même de sous-ordre, en raison notamment de particularités des os du crâne. Ce sont des animaux vermiformes, fouisseurs et aveugles. La famille la plus importante est celle des Amphisbénidés, des régions chaudes d'Amérique et d'Afrique jusqu'à la Méditerranée. Les Trogonophidés ne sont représentés que par quelques espèces des régions méditerranéennes et du proche Orient.

AMPHISBAENIDÆ

Blanus cinereus (3 femelles au repos sexuel).

Le proctodaeum est relativement court, l'urodaeum long, très nettement bifide à son extrémité craniale. Les tubercules génitaux, saillants, sont en position latéro-ventrale, au niveau du sphincter anal et l'uretère débouche à la base de leurs faces postérieures. Le tube vaginal est de structure classique. La vessie est bien développée, le tissu érectile réduit. Les reins sont situés en avant du cloaque.

La moitié caudale du proctodaeum est revêtue d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 40 μ en moyenne. Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux stratifié, haut de 25 à 30 μ. On y reconnaît 1 ou 2 couches de cellules basales, cubiques ou légérement prismatiques, à cytoplasmes peu abondants et clairs et une couche superficielle de mucocytes prismatiques, hauts de 15 à 20 μ, á noyaux basaux. Toute la région supranucléaire est remplie d'un mucopolysaccharide acide. Dans tout l'épithélium, les noyaux sont grossiérement ovoïdes (6 × 3 μ en moyenne) et clairs, mais généralement plissés et fissurés.

L'épithélium du tube vaginal, nettement involué, est haut de 6 à 7 μ seulement. Il n'y a presque pas de produit de sécrétion dans les cellules muqueuses et les noyaux des deux catégories cellulaires sont également ratatinés et chromophiles.

L'uretère, assez long, est revêtu d'un épithélium muqueux simple, haut de 15 à 18 μ. Les noyaux, basaux, sont assez gros et pauvres en chromatine, avec 1 ou 2 nucléoles nets.

La partie postérieure de la vessie est tapissée d'un épithélium bistratifié dont la couche superficielle est composée uniquement de mucocytes. Les cellules ciliées ne font leur apparition qu'au niveau de la première chambre rectale.

Source : MNHN, Paris

Les glandes cloacales sont constituées par une masse ventrale de dimensions moyennes et par 2 petites masses parallèles, dorsales ou latéro-dorsales. Les tubes glandulaires, assez ramifiés, sont nettement involués chez nos spécimens; leur épithélium, haut de 10 à 15 μ, est simple ou pseudo-stratifié. Les cellules sont dans l'ensemble prismatiques, à noyaux basaux plus ou moins ratatinés et riches en chromatine. La plupart des cytoplasmes sont clairs, certains contiennent une petite quantité de fines granulations, d'autres, plus rares, montrent à l'extrémité apicale du corps cellulaire une petite flaque dense. Dans les deux cas, le produit de sécrétion, cyanophile, réagit fortement à l'APS mais ne retient pas le bleu alcian.

Blanus cinereus (2 mâles en activité sexuelle).

Le proctodaeum est proportionnellement plus long que chez les femelles, l'urodaeum plus court et non bifide.

Le revêtement épithélial du cloaque, chez les mâles en activité sexuelle, est tout à fait semblable à celui qui a été décrit chez les femelles en anoestrus.

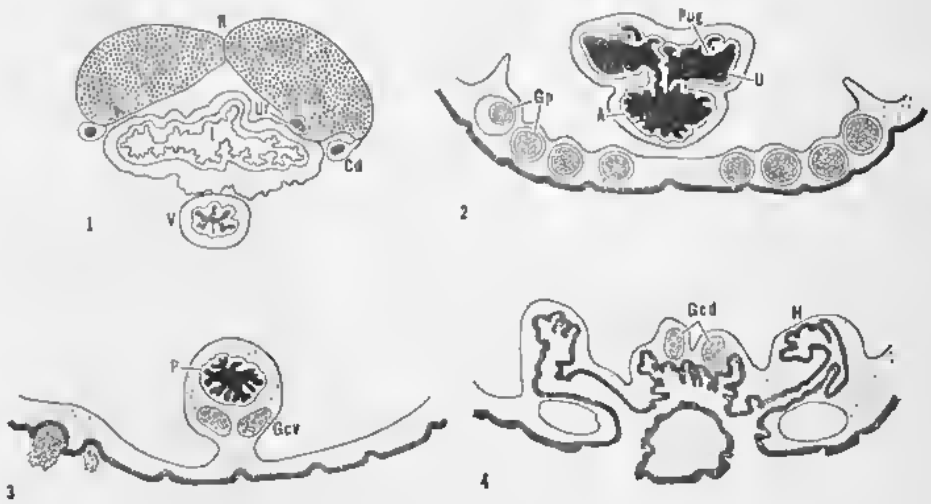


FIG. XIV. — *Blanus cinereus*, mâle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de l'intestin terminal.
2 – Au niveau de la papille uro-génitale.
3 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum.
4 – Au niveau de l'orifice du cloaque.

Dans sa partie caudale, le canal déférent ne renferme que peu de spermatozoïdes, alors qu'il en est littéralement bourré dans sa région moyenne. Il est revêtu d'un épithélium simple, haut de 12 à 15 μ formé de cellules légèrement prismatiques, à cytoplasmes clairs et à gros noyaux ovoïdes très pauvres en chromatine et pourvus de 2 petits nucléoles.

L'hypertrophie du segment terminal du rein ne s'étend qu'à une partie des canaux collecteurs et, même chez les mâles en activité sexuelle, l'uretère est tout entier muqueux. Il est revêtu d'un épithélium simple ou pseudo-stratifié, haut de 20 à 30 μ et constitué de cellules prismatiques

Source : MNHN, Paris

dont les noyaux, ovoïdes, turgescents, trés pauvres en chromatine et pourvus de 1 ou 2 petits nucléoles, siègent à des hauteurs variables dans la moitié basale des corps cellulaires. La moitié apicale renferme, en quantité modérée, des mucines qui forment des traînées allongées dans le sens de la hauteur.

Les glandes cloacales sont à peine plus développées que chez la femelle, mais elles sont visiblement à un stade de plus forte activité fonctionnelle. L'épithélium, simple, atteint 18 à 20 μ de haut et est formé de cellules réguliérement prismatiques, á noyaux basaux ovoïdes et pauvres en chromatine. Le produit de sécrétion, cyanophile, réagissant à l'APS mais ne retenant pas le bleu alcian, est abondant et remplit toute la région supranucléaire. Il n'y a qu'une catégorie cellulaire.

Les hémipénis ne semblent pas avoir encore atteint leur stade de complet développement. Le corps de l'organe est tapissé d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 20 à 30 μ et tout á fait banal. Il convient toutefois de signaler que les noyaux sont encore bien visibles dans le mince *corneum* superficiel, ainsi que dans les couches concentriques de cellules cornées qui, après desquamation, remplissent partiellement la lumière.

TROGONOPHIDÆ

Trogonophis wiegmanni (3 femelles au repos sexuel).

Le cloaque de cette espèce ne diffère de celui de *Blanus cinereus* que par un caractère : les glandes cloacales sont constituées seulement par 2 masses dorsales accolées, situées au niveau de la partie caudale du proctodaeum et s'avançant quelque peu dans la racine de la queue. Le diamètre

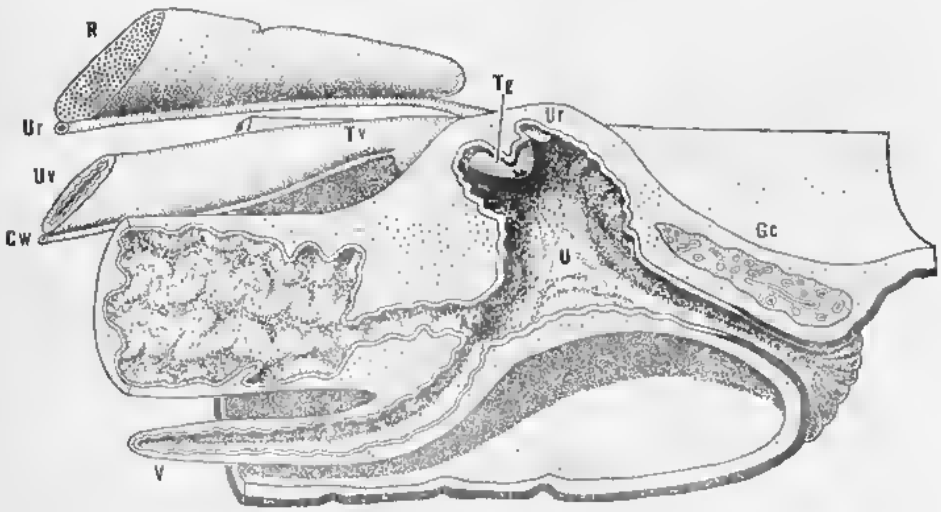


FIG. XV. — *Trogonophis wiegmanni*, femelle.
Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal.
Le sinus génital, légèrement bifide, est peu développé.
Remarquer l'absence de papille urinaire et la position de l'orifice de l'uretère.

Source : MNHN, Paris

des tubes glandulaires, ramifiés, varie de 30 à 150 µ. Tous sont recouverts d'un épithélium simple, formé de cellules cubiques ou légèrement prismatiques, hautes de 12 à 15 µ, à noyaux basaux soit ovoïdes et clairs, soit ratatinés et riches en chromatine. La moitié apicale de ces éléments est remplie d'un produit dense, cyanophile, qui réagit fortement à l'APS mais ne retient pas le bleu alcian.

Chez une femelle post-parturiente, dans les régions proches du tubercule génital, l'épithélium urodéal envoie de profondes invaginations légèrement ramifiées dans le chorion. Il est donc possible que les femelles en activité sexuelle possèdent de véritables glandes urodéales muqueuses, aussi bien chez *Trogonophis wiegmanni* que chez *Blanus cinereus*, bien que nous n'en ayons pas trouvé trace chez les femelles au repos sexuel complet que nous avons examinées.

Trogonophis wiegmanni (2 mâles en activité sexuelle).

Le cloaque des mâles, chez *Trogonophis wiegmanni*, est identique à celui qui a été décrit chez *Blanus cinereus*, à la seule exception des glandes cloacales. Comme chez les femelles, on ne trouve que 2 masses dorsales accolées, de forme allongée. Elles sont presque entièrement logées dans la racine de la queue et divergent légèrement au niveau du proctodaeum. Chez les mâles en activité sexuelle, la hauteur de l'épithélium des tubes glandulaires atteint 16 à 20 µ. Toutes les cellules sont prismatiques, avec un noyau basal aplati et très riche en chromatine; la région supranucléaire est remplie d'un produit de sécrétion cyanophile, sous forme de gros grains ou de petites mottes réagissant à l'APS mais ne se colorant pas par le bleu alcian. Ces granulations remplissent complétement la lumière, souvent très large, des tubes glandulaires où elles sont encore bien reconnaissables.

Source : MNHN, Paris

TYPHLOPOIDEA ET LEPTOTYPHLOPOIDEA

La systématique des Ophidiens est encore sujette à discussion. On pourrait probablement distinguer 3 grands infra-ordres, le premier correspondant aux Typhlopidés, le second aux Leptotyphlopidés, le troisième aux autres Serpents, eux-mêmes divisés en Booidea et Colubroidea. Mais nous n'avons pas l'intention de prendre position ici et nous utiliserons une classification prudente, en 4 superfamilles.

Les Typhlopidés et les Leptotyphlopidés, dont l'extrême ressemblance est due à un phénomène de convergence, sont des Serpents de petite taille, aveugles et fouisseurs. On les trouve dans toutes les régions chaudes du globe, à l'exception du Sud-Est de l'Asie et de l'Océanie, d'où les Leptotyphlopidés sont absents.

TYPHLOPIDÆ

TYPHLOPIDÆ FEMELLES

Typhlops punctatus (1 femelle au repos sexuel).

Le proctodaeum, modérément long, se poursuit sans solution de continuité par un urodaeum large et assez profond, nullement bifide mais très légèrement plus long du côté droit. L'oviducte gauche est complètement atrophié. L'oviducte droit débouche à proximité du fond de l'urodaeum, au milieu de la moitié droite de sa face dorsale, sans former de tubercule génital. Les uretères sont particulièrement larges et forment 2 grosses papilles symétriques, celle de droite étant située immédiatement en arrière de l'orifice génital. A peu de distance de l'orifice du cloaque, l'épithélium proctodéal s'invagine en 2 diverticules symétriques, dorso-latéraux. Chacun d'eux se divise immédiatement en une branche caudale qui n'est autre que l'hémipénis résiduel des femelles et une branche craniale qui correspond aux formations rétro-cloacales (Guibé, 1948). Les glandes anales, très larges, occupent la plus grande partie de la courte queue et atteignent, dorsalement, le niveau du proctodaeum. Il n'y a qu'une glande cloacale, ovoïde, située presque entièrement dans la racine de la queue, en position médio-ventrale par rapport aux glandes anales, son extrémité craniale atteignant la face dorsale du proctodaeum (fig. 3). Il n'y a pas de vessie.

Source : MNHN, Paris

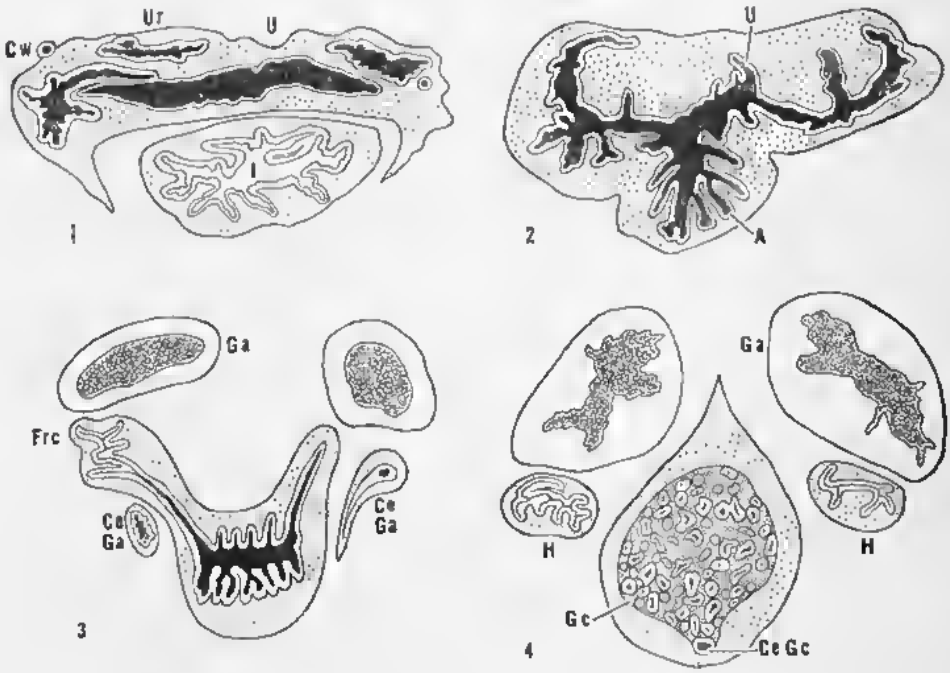


FIG. XVI. — *Typhlops punctatus*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de l'intestin terminal et de l'orifice de l'oviducte droit, seul présent. Remarquer le grand développement de l'urctère et l'absence de tube vaginal proprement dit et de tubercule génital.

2 – Au niveau des papilles urinaires et de l'extrémité caudale de la région anale.

3 – Au niveau du tiers caudal du proctodaeum. Remarquer le conduit commun aux formations rétro-cloacales et à l'hémipénis résiduel, à proximité du canal excréteur des glandes anales.

4 – Au niveau de la base de la queue. Remarquer la glande cloacale impaire et médiane.

Dans sa moitié postérieure, le proctodaeum est revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 40 à 50 μ. Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 25 à 30 μ. La couche basale est constituée de cellules cubiques, à noyaux légèrement plissés et riches en chromatine. La couche superficielle est formée de hautes cellules prismatiques, à noyaux ovoïdes ou hémisphériques non turgescents et modérément riches en chromatine; toute la région supranuéaire est remplie d'un produit de sécrétion dense qui réagit fortement à l'APS et retient le bleu alcian. Il n'y a pas de glandes urodéales.

Le tube vaginal n'est pas sphérique sur coupes, mais s'élargit et s'aplatit immédiatement. Son épithélium est simplement plissé et ne se soulève pas en longues languettes supportées par un axe conjonctif. En fait, son aspect évoque de très près celui de la région décrite sous le nom d'utéro-vaginale chez de nombreux Reptiles. Chez les femelles au repos sexuel, l'épithélium est pseudo-stratifié et haut de 8 à 12 μ. Les cellules muqueuses et ciliées y sont en nombre à peu près égal, mais tous les noyaux sont plus ou moins ratatinés et riches en chromatine. Le mucus est extrêmement peu abondant dans les cellules, mais il en existe une quantité notable dans la lumière.

Source : MNHN, Paris

Comme chez tous les Serpents, les reins sont situés très en avant du cloaque. L'uretère est long, fortement élargi dans sa partie postérieure. Il est recouvert d'un épithélium simple, haut de 10 à 11 μ, formé de mucocytes cubiques, à noyaux basaux irréguliers et relativement riches en chromatine. Toute la région apicale du corps cellulaire est remplie d'une masse dense d'un mucopolysaccharide acide.

Le revêtement épithélial de l'intestin terminal (fig. 35) diffère très nettement de celui qui a été décrit chez les Sauriens et se rapproche quelque peu de celui de *Sphenodon punctatus*. L'épithélium, haut de 50 à 80 μ, est pseudo-stratifié et composé uniquement de cellules muqueuses étroites dont les noyaux, ovoïdes, allongés dans le sens de la hauteur et généralement pauvres en chromatine, sont situés à des niveaux variables dans la moitié basale des corps cellulaires, la moitié apicale étant remplie d'un mucopolysaccharide en masse dense. Le chorion est mince, mais dense et soulève l'épithélium en de profonds replis. La musculosa est du type habituel.

La glande cloacale, impaire et médiane, est pourvue d'un canal collecteur peu ramifié qui débouche sur la face dorsale du proctodaeum, à peu de distance de son extrémité caudale. Les tubes glandulaires, très ramifiés, ont un diamètre moyen de 50 à 70 μ. Ils sont revêtus d'un épithélium simple, constitué de cellules prismatiques hautes de 15 à 20 μ, à noyaux sphériques, pauvres en chromatine et pourvus d'un nucléole très net, situés vers le tiers basal et à cytoplasme fortement cyanophile. Dans tout le corps cellulaire, y compris la région infranucléaire, on trouve, en abondance variable, de grosses granulations érythrophiles qui réagissent modérément à l'APS et ne retiennent pas le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats positifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats négatifs sans réduction, fortement positifs après réduction. Le produit de sécrétion remplit presque complétement la lumière des tubes de larges flaques d'aspect colloïdal.

Hémipénis et formations rétro-cloacales ont la même structure. Dans les deux cas, il s'agit d'invaginations épidermiques profondes, à lumière virtuelle. Les deux faces de l'épithélium de revêtement sont étroitement accolées, sans qu'on puisse discerner la zone de contact. L'ensemble est formé de cellules cubiques ou pavimenteuses, pauvres en cytoplasmes, à noyaux ratatinés et chromophiles.

Les glandes anales, paires et symétriques, sont situées dans la courte queue dont elles occupent une grande partie. D'un diamètre de 1 à 1,5 mm, elles sont revêtues intérieurement d'un épithélium très haut dont les caractères restent sans changement du fond de la glande jusqu'à son orifice; leur lumière est assez réduite. La membrane basale dessine des plis réguliers dans l'épaisseur de l'épithélium et est recouverte d'une assise de petites cellules cubiques, à noyaux ovoïdes et pauvres en chromatine et à cytoplasmes clairs. Dès la deuxième couche, la taille des cellules augmente et un produit de sécrétion érythrophile et fortement APS-positif apparaît, sous forme de fines granulations et de bâtonnets ou de fers de lance. Dans les assises moyennes et supérieures les cellules, polyédriques, atteignent un diamètre de 12 à 15 μ, en même temps que croit l'abondance des grains (fig. 117). Les noyaux restent sphériques et clairs, d'un diamètre moyen de 6 μ environ, jusqu'à la couche supérieure. Celle-ci est constituée de cellules légèrement aplaties, à noyaux irréguliers et nettement plus riches

Source : MNHN, Paris

en chromatine. La desquamation se produit à ce stade et la lumière est remplie d'une masse hétérogène, constituée en périphérie par des cellules en cours de dégénérescence où les noyaux et les produits de sécrétion sont encore très reconnaissables et, au centre, par un magma moins chromophile mais toujours APS-positif.

TYPHLOPIDÆ MALES

Typhlops vermicularis – Typhlops sp. (3 mâles au repos sexuel).

Le cloaque des mâles ne diffère pas essentiellement de celui des femelles. L'urodaeum est un peu moins large et moins profond. Les uretères sont également très larges et les 2 papilles uro-génitales, accolées latéralement, forment une grosse saillie à la face dorsale de l'urodaeum. Les formations rétro-cloacales sont nettement plus longues que chez les femelles (fig. 129), sans atteindre toutefois le niveau des papilles uro-génitales. Comme chez tous les Typhlopidés, les hémipénis sont très longs et minces.

Le revêtement épithélial du cloaque est analogue à celui des femelles, un peu moins haut seulement au niveau de l'urodaeum. Les glandes cloacales sont tout à fait semblables à celles qui viennent d'être décrites.

Les hémipénis et les formations rétro-cloacales sont nettement plus longs que chez les femelles mais, chez les mâles au repos sexuel que nous avons examinés, l'aspect histologique est rigoureusement identique.

Les glandes anales, nettement moins développées que chez les femelles, sont plus ou moins aplaties par la pression des hémipénis. Dans l'épithélium glandulaire, le produit de sécrétion est moins abondant et, surtout, il est exclusivement composé de granulations denses mais fines; enfin, l'aplatissement des couches supérieures est plus accentué que chez les femelles (fig. 112).

Chez *Typhlops vermiuclaris*, l'épithélium glandulaire, haut de 12 μ seulement, est réduit à 5 couches de cellules très aplaties. Le produit de sécrétion, érythrophile et réagissant à l'APS, se présente sous la forme de lamelles denses. La lumière, très large, est entièrement remplie de débris cellulaires très pauvres en produits APS-positifs, mais où se rencontrent des granulations, érythrophiles en périphérie, cyanophiles au centre.

LEPTOTYPHLOPIDAE

Leptotyphlops dulcis (7 mâles au repos sexuel).

Malheureusement, les 7 Leptotyphlopidés que nous avons disséqués se sont révélés être des mâles. Anatomiquement, le cloaque de *Leptotyphlops dulcis* ressemble beaucoup à celui des Typhlopidés et la principale différence est la présence des glandes margino-cloacales décrites p. 121 (fig. 4). Notons encore que les formations rétro-cloacales sont nettement plus développées et dépassent largement le niveau de la papille uro-génitale.

Source : MNHN, Paris

Du point de vue histologique, il convient de noter que les tubes de la glande cloacale sont plus régulièrement sphériques que chez les Typhlopidés. Les cellules qui les revêtent, prismatiques et hautes de 15 à 20 µ, ont un noyau basal ovoïde ou aplati, parfois plissé et riche en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie de grosses granulations cyanophiles, serrées les unes contre les autres, mais bien individualisées. Leurs caractères histochimiques sont identiques à ceux qui ont été décrits chez les Typhlopidés.

Chez les mâles que nous avons examinés, tous au repos sexuel, les hémipénis sont nettement involués et comparables à ceux des Typhlopidés. Il n'en est pas de même pour les formations rétro-cloacales (fig. 127 et 128). Sur la plus grande partie de leur trajet, leur lumière est encore virtuelle mais les différentes couches cellulaires restent différenciées. Dans le tiers antérieur de ces formations, en avant des papilles uro-génitales, apparaît un canal cylindrique, d'un diamètre compris entre 100 et 200 µ. Il est tapissé d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 15 á 18 µ où l'on distingue une couche basale de cellules cubiques, à gros noyaux ovoïdes très pauvres en chromatine, 2 á 4 couches de cellules qui s'aplatissent de plus en plus, tout comme leurs noyaux qui s'enrichissent en chromatine et enfin un mince *corneum* superficiel où les noyaux sont encore très visibles. La lumière est partiellement remplie par des couches concentriques de cellules cornées où des noyaux pycnotiques sont reconnaissables.

Il convient également de noter que l'épithélium des sacs anaux est beaucoup moins haut et beaucoup moins riche en produits APS positifs que celui des Typhlopidés du méme sexe (fig. 113 à 115).

Source : MNHN, Paris

BOOIDEA ET COLUBROIDEA

La superfamille des Booidea comprend les Boïdés (grands Boas et Pythons, souvent arboricoles, des régions tropicales, plus quelques petits Boas fouisseurs) et 3 familles voisines représentées par de rares espèces fouisseuses d'Amérique tropicale et d'Asie du Sud-Est.

La superfamille des Colubroidea rassemble la majorité des Serpents vivants, les Couleuvres et leurs alliés (Elapidés et Hydrophidés) d'une part, les Vipéridés et les Crotalidés, d'autre part.

BOIDÆ

Morelia spilotes (1 femelle au repos sexuel).

Le proctodaeum, assez long, présente en coupe transversale, dans sa partie caudale, la forme d'un U dont la base convexe est tournée vers la face ventrale. Plus loin, il devient cylindrique ou légèrement aplati latéralement. L'urodaeum est bien détaché, beaucoup plus large que le proctodaeum, assez profond mais non bifide. Chaque tubercule génital, arrondi et saillant, est situé sur la face latéro-ventrale de la poche dorsale de l'urodaeum, assez proche du fond, au niveau de la partie craniale du sphincter anal. Les papilles urinaires, bien marquées, sont dorsales et situées un peu en arrière des tubercules génitaux. L'uretère est proportionnellement beaucoup moins large que chez les Typhlopidés et chez les Leptotyphlopidés. Un long tube contourné dont le fond est assez éloigné du cloaque puisque nous l'avons retrouvé sur une coupe de la partie inférieure de l'oviducte, débouche par un fin canal dans l'uretère, à proximité du sommet de la papille urinaire; il s'agit apparemment du canal de Wolf hypertrophié. Il n'y a pas de vessie. Les sacs anaux sont assez peu développés, la glande cloacale réduite à quelques petits tubes situés dans le creux de l'U que dessine le proctodaeum, position que nous rencontrerons également chez beaucoup de Colubroidea femelles.

La moitié caudale du proctodaeum est revêtue d'un épithélium malpighien kératinisé, haut de 30 à 40 μ, c'est-à-dire relativement mince pour un animal de cette taille. Tout le reste du cloaque est tapissé par un épithélium muqueux stratifié qui atteint 50 à 70 μ de hauteur dans l'urodaeum dorsal, un peu moins ailleurs (fig. 27). La couche basale est formée de cellules cubiques de 5 à 6 μ, à cytoplasmes clairs et souvent vacuolaires, à petits noyaux centraux, ratatinés et riches en chromatine. Les éléments des 2 couches suivantes sont cubiques ou légèrement prismatiques; les cytoplasmes sont moins abondants que dans l'assise basale, mais plus

Source : MNHN, Paris

denses, non vacuolaires et, parfois, apparaissent des petites mottes d'un produit cyanophile, réagissant à l'APS et retenant le bleu alcian. Les noyaux sont ovoïdes, plus grands et clairs que dans l'assise basale. La couche superficielle est constituée de minces cellules prismatiques, hautes de 25 à 30 μ, larges de 3 à 4 μ; les noyaux sont clairs, allongés selon le

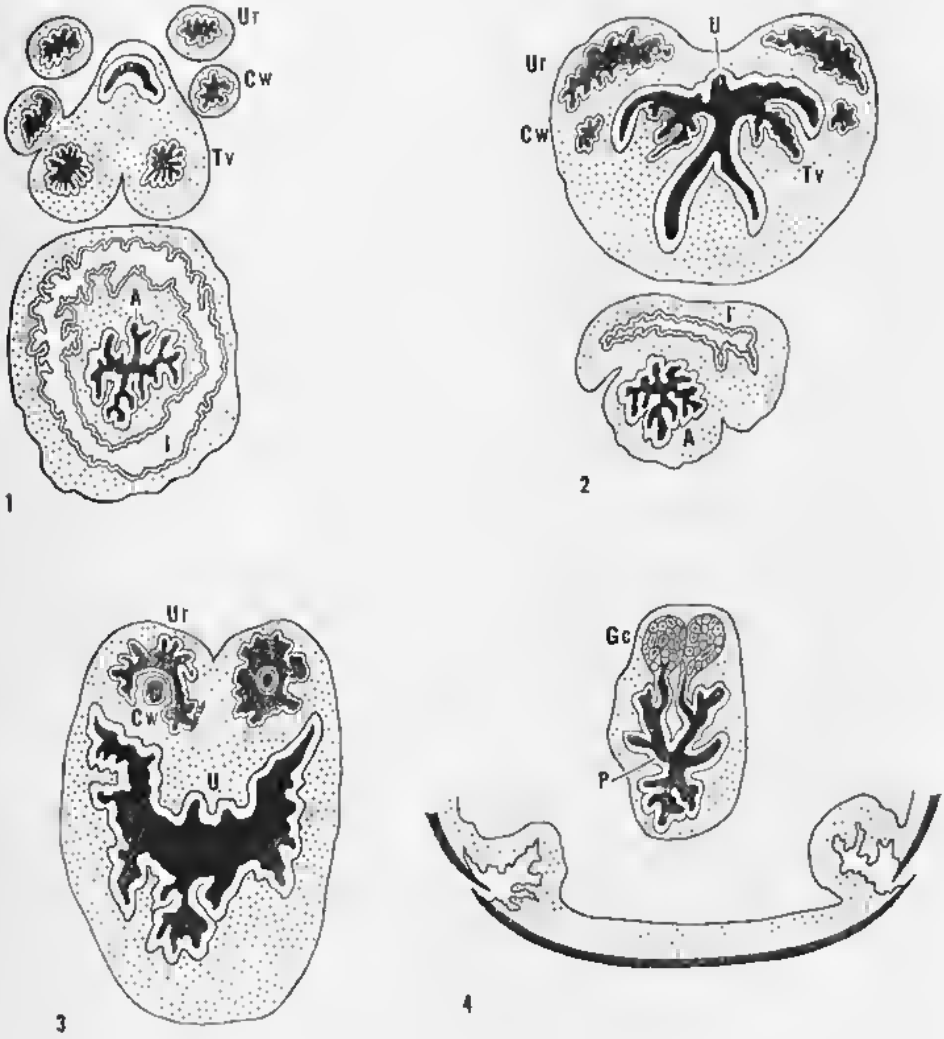


FIG. XVII. — *Moretia spiloles*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de l'intestin terminal et de la partie craniale du sphincter anal et de l'urodaeum dorsal. Remarquer le grand développement du canal de Wolff.

2 – Au niveau des tubercules génitaux et de la partie moyenne du sphincter anal. Remarquer les grandes dimensions de l'uretère.

3 – Au niveau de la base des papilles urinaires coalescentes, à l'endroit ou le canal de Wolff débouche dans l'uretère.

4 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum. Remarquer les deux petites glandes cloacales accolées et l'invagination du proctodaeum qui fait suite au canal excréteur de chacune d'entre elles.

Source : MNHN, Paris

grand axe de la cellule et situés dans la région basale. Toute la zone supranucléaire est occupée par un mucopolysaccharide acide, plus abondant dans l'urodaeum dorsal que dans le reste du cloaque.

Comme chez tous les Lépidosauriens, le tube vaginal est revêtu d'un épithélium simple dont la hauteur (voisine de 8 μ chez notre exemplaire) varie en fonction du stade du cycle sexuel et qui est composé de cellules ciliées et de cellules muqueuses, en nombre à peu près égal (fig. 27). Au sommet du tubercule génital, entre l'épithélium du tube vaginal et l'épithélium de l'urodaeum, se différencie une zone particulière que nous retrouverons, beaucoup plus développée, chez les Colubroidea. A cet emplacement, l'épithélium est bistratifié et sa hauteur varie entre 20 et 30 μ. La couche basale présente un aspect analogue à celui qui a été décrit dans l'urodaeum. La couche superficielle, de beaucoup la plus épaisse, est souvent pseudo-stratifiée et on y rencontre les 2 catégories cellulaires de l'épithélium du tube vaginal, à savoir les cellules muqueuses et les cellules ciliées. Les premières, à noyaux ovoïdes basaux, sont souvent étranglées vers la moitié de leur hauteur, au niveau des noyaux des cellules ciliées, puis s'élargissent de nouveau à proximité de la surface. C'est dans cette région apicale que l'on trouve le produit de sécrétion, sous forme d'un mucopolysaccharide acide beaucoup moins dense que dans les cellules muqueuses de l'urodaeum et d'apparence différente. Les cellules ciliées ont un cytoplasme clair et leurs noyaux, plus ou moins sphériques, sont situés au-dessus de ceux des cellules muqueuses.

La formation tubuleuse, allongée contre la partie caudale de l'oviducte et débouchant dans la papille urinaire au sommet d'une mince languette proéminente, atteint, à peu de distance de son orifice étroit, un diamètre compris entre 800 et 1 000 μ (fig. 39 à 41). La lumière est très large, mais à la périphérie des saillies de tissu conjonctif soulèvent l'épithélium de revêtement et dessinent des alvéoles plus ou moins réguliers. L'épithélium, haut de 15 à 20 μ, est constitué par une couche discontinue de cellules basales très aplaties et par une couche superficielle de grands éléments prismatiques. Les noyaux de ces derniers, ovoïdes ou légèrement plissés, mais clairs, sont situés à des hauteurs variables dans la moitié basale des cellules. Le cytoplasme est légèrement érythrophile et légèrement APS-positif. Localement, on rencontre de petites mottes ou de fines granulations cyanophiles qui réagissent nettement à l'APS mais ne retiennent pas le bleu alcian. La lumière des tubes est, en faible partie, occupée par un produit de sécrétion peu dense, au sein duquel on distingue de nombreux bâtonnets ou fouets ressemblant à des spermatozoïdes. L'obligation où nous sommes trouvés de décalcifier longuement le cloaque de *Morelia spilotes* avant de le couper, le fait que nous ne connaissons pas la morphologie des spermatozoïdes de cette espèce, ne nous permettent pas d'affirmer leur présence dans ce qui serait alors un réceptacle séminal tout à fait particulier et très spécialisé. Ce problème mériterait, toutefois, de nouvelles recherches.

L'uretère, large et peu aplati transversalement, est revêtu d'un épithélium bistratifié, haut de 20 à 25 μ (fig. 42). La couche basale, discontinue, est formée de très petites cellules à noyaux ratatinés, la couche superficielle par de grandes cellules prismatiques, à noyaux basaux plus ou moins plissés et souvent riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est occupée par un produit de sécrétion extrêmement dense qui réagit fortement à l'APS et se colore par le bleu alcian.

Source : MNHN, Paris

L'intestin terminal est tapissé d'un épithélium simple, constitué exclusivement de grandes cellules muqueuses prismatiques et rappelle d'assez près celui qui a été décrit chez *Typhlops punctatus*.

Les glandes cloacales, rassemblées en une masse unique située en position dorsale par rapport à la portion moyenne du proctodaeum, sont peu développées. Elles sont formées de longs tubes ramifiés, débouchant au fond de 2 larges canaux excréteurs. Ces derniers sont constitués, au moins partiellement, par 2 invaginations du proctodaeum, dans la région dorsale, de part et d'autre d'une saillie médiane; leur épithélium est pavimenteux et superficiellement kératinisé dans la première moitié, identique à celui des tubes glandulaires dans la seconde. Celui-ci est simple et constitué de 2 types cellulaires en quantité à peu près égale et non localisés. Le premier correspond à de gros mucocytes ovoïdes, hauts de 15 à 18 μ et larges de 5 à 7 μ, à noyaux basaux hémisphériques ou aplatis, souvent plissés et riches en chromatine. Toute la région supranucléaire est remplie d'un produit de sécrétion abondant correspondant à un mucopolysaccharide acide où les techniques histochimiques utilisées ici ne montrent pas la présence de protides. La deuxième catégorie est constitée de cellules encastrées entre les précédentes, et fortement comprimées, à noyaux basaux allongés dans le sens de la hauteur, ou ratatinés et riches en chromatine. Le produit de sécrétion est dense, cyanophile. Il réagit fortement à l'APS mais ne retient pas le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats nettement positifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats fortement positifs après réduction.

Les glandes anales, situées tout entières dans la queue, sont de grande taille, mais leur épithélium ne dépasse pas 10 à 12 μ de haut (fig. 111). On y distingue une couche basale de cellules cubiques, à cytoplasmes clairs et noyaux ovoïdes très pauvres en chromatine, une couche intermédiaire de cellules polyédriques, plus grandes que les précédentes, à noyaux sphériques, turgescents et clairs, et quelques couches superficielles de cellules de plus en plus aplaties, à noyaux pycnotiques. Un produit APS-positif apparaît dans les cellules polyédriques, sous forme de fines granulations, puis de bâtonnets effilés, et remplit complètement les cellules superficielles. Une série de couches concentriques de cellules aplatics, à noyaux pycnotiques, forme un anneau à proximité immédiate de la surface de l'épithélium. Tout le reste de la lumière est rempli d'un produit de sécrétion grumeleux qui ne réagit plus à l'APS mais est aussi riche que les couches superficielles de l'épithélium en amino-acides aromatiques et en protides sulfhydrilés.

Eryx jaculus (1 mâle au repos sexuel).

Le proctodaeum, en forme d'Y tout d'abord, puis grossièrement sphérique, mais plissé, se poursuit sans discontinuités par un urodaeum non bifide et nettement moins large que chez la femelle. Les papilles uro-génitales, très grosses et saillantes, sont accolées l'une à l'autre dans la région médio-dorsale de l'urodaeum, assez loin du fond de celui-ci. Les glandes cloacales, paires et symétriques, sont allongées et atteignent presque le niveau de la papille uro-génitale.

Le tiers caudal du proctodaeum est revêtu de l'habituel épithélium malpighien kératinisé, haut de 30 à 40 μ. Signalons cependant la présence,

Source : MNHN, Paris

dans les couches supérieures en voie de kératinisation, d'une petite quantité d'un produit APS-positif ne retenant pas le bleu alcian. Les deux tiers postérieurs de la face dorsale du proctodaeum et tout l'urodaeum sont revêtus d'un épithélium muqueux stratifié assez semblable à celui qui a été décrit chez *Morelia spilotes*, bien que la couche de mucocytes superficiels soit moins haute et que les mucopolysaccharides acides soient nettement plus abondants dans les couches moyennes. Par contre, l'épithélium de la région anale et de la partie antéro-ventrale du proctodaeum, s'il garde des dimensions comparables (50 μ de haut environ), est nettement plus pauvre en composés glucidiques et la couche superficielle de grands mucocytes n'existe plus.

Le canal déférent est nettement involué et son diamètre ne dépasse pas 120 μ. L'épithélium, haut de 25 à 35 μ, comprend une couche basale de petites cellules à noyaux ratatinés et riches en chromatine et une couche superficielle de grandes cellules pseudo-stratifiées, à noyaux plus ou moins centraux, très allongés dans le sens de la hauteur, mais clairs et non plissés.

L'uretère ressemble beaucoup à celui de l'espèce précédente; toutefois, la couche de cellules basales est continue et nettement plus haute.

Les glandes cloacales sont beaucoup plus grandes que chez *Morelia*. Chacune d'elle s'allonge le long d'une face latérale du cloaque, s'élargissant progressivement vers la partie craniale où elle atteint presque le niveau du tubercule uro-génital. Chez l'animal au repos sexuel que nous avons examiné, les tubes glandulaires, assez larges, sont tapissés d'un épithélium très aplati, presque endothéliforme. Par place, il atteint toutefois une hauteur de 10 à 12 μ. Il est alors composé de cellules prismatiques, à noyaux basaux assez riches en chromatine, grossièrement sphériques mais aux contours irréguliers. La moitié apicale de chaque cellule est partiellement remplie de grains ou de petites mottes d'un produit de sécrétion cyanophile qui réagit à l'APS mais ne se colore pas par le bleu alcian. A ce stade du cycle, il semble n'exister qu'une seule catégorie cellulaire. Une colloïde abondante, présentant les mêmes caractéristiques que le produit de sécrétion, remplit la lumière d'un grand nombre des tubes glandulaires.

Les glandes anales sont assez semblables à celles qui ont été décrites chez *Morelia spilotes*, mais la hauteur de l'épithélium atteint 30 μ en moyenne. Les couches concentriques de cellules qui ont subi la desquamation sont plus nombreuses et il reste une quantité importante de produit APS-positif dans le magma central.

COLUBROIDEA

COLUBROIDEA FEMELLES

Macroprotodon cucullatus (1 femelle au repos sexuel).

Le cloaque est essentiellement caractérisé par la grande profondeur de l'urodaeum qui est large, aplati dans le sens ventro-dorsal, non bifide mais se prolongeant, dans sa région dorso-craniale, bien au-delà de la partie terminale de l'intestin. L'urodaeum est légèrement asymétrique,

Source : MNHN, Paris

le côté droit étant un peu plus long que le côté gauche. Chaque tube vaginal débouche au fond de l'urodaeum par un orifice en forme d'étoile, au sommet d'un tubercule génital à peine indiqué. Les papilles urinaires, par contre, accolées l'une contre l'autre, sont extrêmement grosses et saillantes. Elles sont situées à la partie postéricure de l'urodaeum, presque à la limite du proctodaeum, donc fort loin de l'orifice génital. Comme chez presque tous les Lépidosauriens, le canal de Wolf est visible, mais atrophié. Il n'y a pas de vessie. Le tube vaginal proprement dit, cylindrique et étroit, est long et sinueux. Il ne s'élargit que très progressivement en une région utéro-vaginale elle-même assez longue.

Le revêtement épithélial du cloaque de *Macroprotodon cucullatus* femelle est assez varié et l'on distingue : 1) un épithélium malpighien kératinisé à l'extrémité ventro-caudale du proctodaeum; 2) un épithélium stratifié dont toutes les couches profondes rappellent une muqueuse malpighienne, dans le reste du proctodaeum et dans les régions ventrales et dorso-caudales de l'urodaeum; 3) un épithélium muqueux simple ou pseudo-stratifié dans la partie dorso-craniale de l'urodaeum; 4) un épithélium muqueux bistratifié dans la région anale.

L'épithélium malpighien kératinisé, relativement peu épais (20 μ en moyenne) est composé d'une couche basale de cellules cubiques, de 2 à 3 couches de cellules très aplaties parallèlement à la surface, à noyaux allongés et très riches en chromatine et de 2 couches superficielles de cellules à des stades avancés de kératinisation.

Les régions ventrales et dorso-caudales de l'urodaeum sont revêtues par un épithélium stratifié, haut de 50 à 80 μ, caractéristique des Colubroidea et bien différent de celui qui a été décrit chez les autres Lépidosauriens (fig. 28). La couche basale est formée de cellules prismatiques, hautes de 10 à 12 μ, à cytoplasmes clairs et à noyaux centraux ovoïdes et pauvres en chromatine. Au niveau des 3 couches suivantes, les cellules deviennent plus ou moins polyédriques et atteignent souvent 10 × 15 μ, le grand diamètre étant parallèle à la surface de l'épithélium. Les noyaux grandissent et se rapprochent d'une forme sphérique, tandis que des mucopolysaccharides acides font leur apparition, en très petite quantité, à l'apex des cellules. Dans les 2 ou 3 couches superficielles, les noyaux se plissent, puis s'aplatissent et s'enrichissent en chromatine. Ils sont repoussés au pôle basal de la cellule par les grains de sécrétion qui se multiplient et finissent par remplir toute la région supranucléaire d'une masse dense. Ces cellules sont cubiques, prismatiques ou ovoïdes et la couche de mucocytes superficiels se différencie mal et est irrégulière.

L'épithélium qui recouvre les régions dorso-craniales de l'urodaeum remplace le précédent sans transition (fig. 28). Haut de 35 à 45 μ, simple ou pseudo-stratifié, il est tout d'abord composé de très longues et minces cellules muqueuses dont les noyaux, aplatis et plus ou moins riches en chromatine, sont situés à des hauteurs variables; toute la région supranucléaire est remplie d'un mucopolysaccharide en masse dense. Plus près de l'orifice des voies génitales, apparaissent des cellules ciliées, dont les noyaux ovoïdes et clairs, situés à proximité de la surface, renforcent l'apparence pseudo-stratifiée de l'épithélium.

L'épithélium de la région anale est constitué par une couche basale de cellules prismatiques, hautes de 15 à 20 μ, à noyaux centraux ovoïdes

Source : MNHN, Paris

ou légèrement plissés et à cytoplasmes clairs, une couche intermédiaire peu différente et une couche superficielle un peu plus grande, pourvue de noyaux toujours ovoïdes et clairs, mais basaux, toute la région supra-nucléaire étant remplie de grains de sécrétion cyanophiles qui réagissent à l'APS et se colorent par le bleu alcian.

Le tube vaginal est tapissé d'un épithélium haut de 12 à 15 μ et de structure classique, les cellules ciliées et les cellules muqueuses étant en nombre à peu près égal (fig. 32).

L'uretère est très long et plus ou moins aplati. Il est revêtu d'un épithélium simple, haut de 30 à 35 μ, formé de cellules prismatiques à gros noyaux ovoïdes et clairs, souvent centraux; il existe des mucines dans la région apicale des corps cellulaires, mais en petite quantité. Cet épithélium recouvre également le renflement très marqué que forme l'uretère dans la papille urinaire, mais l'abondance des mucopolysaccharides augmente de façon très nette.

Le revêtement épithélial de la partie terminale de l'intestin diffère nettement de celui qui a été décrit chez les Typhlopidés, les Leptotyphlopidés et les Boïdés. Haut de 25 à 30 μ, l'épithélium est pseudo-stratifié ; on n'y trouve que des cellules muqueuses, mais celles-ci appartiennent à 2 types différents : d'une part, des éléments prismatiques, à noyaux ovoïdes plus ou moins centraux et clairs, dont la région apicale contient, en petite quantité, de fines granulations qui réagissent à l'APS et se colorent légèrement par le bleu alcian; d'autre part, de rares mucocytes caliciformes, très riches en un produit de sécrétion correspondant à un mucopolysaccharide acide et pourvus de noyaux basaux hémisphériques ou coniques, riches en chromatine. Chez les autres Colubroidea étudiés ici, l'épithélium de l'intestin terminal ne présente que peu de différences avec celui qui vient d'être décrit. Les variations portent principalement sur le nombre plus ou moins grand des mucocytes caliciformes, ainsi que sur la taille et l'abondance des granulations présentes dans les cellules prismatiques. Nous n'y reviendrons pas au cours de l'étude systématique.

La petite glande cloacale est formée de tubes ramifiés d'un diamètre de 60 à 90 μ. L'épithélium glandulaire, haut de 12 à 18 μ, est constitué de cellules cubiques ou légèrement prismatiques, à noyaux basaux soit plissés et riches en chromatine, soit sphériques et clairs. Le tiers ou le quart apical des cellules contient, de façon inconstante et en petite quantité, des granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS mais ne retiennent pas le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats entièrement négatifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats faiblement positifs après réduction.

Les glandes anales, cylindriques et allongées, d'un diamètre supérieur à 1 mm, sont entièrement situées dans la queue et seuls les 2 canaux excréteurs atteignent, en avant, le niveau du cloaque. Chacun d'eux débouche à la face latéro-dorsale de l'extrémité caudale du proctodaeum, sous l'écaille anale. L'épithélium des glandes anales, haut de 50 à 80 μ, ne présente pas de particularités notables par rapport à la description générale qui est donnée dans la deuxième partie de ce travail.

Parmi les replis habituels des zones margino-cloacales, aucune invagination particulière ne rappelle les ébauches d'hémipénis qui ont été observées chez les Sauriens femelles.

Source : MNHN, Paris

Coronella austriaca (1 femelle au repos sexuel).

Anatomiquement, le cloaque de *Coronella austriaca* ne diffère de celui de *Macroprotodon cucullatus* que par une profondeur encore plus grande du sinus génital.

Les lèvres de l'orifice cloacal et la partie ventrale du proctodaeum sont recouvertes d'un épithélium malpighien kératinisé relativement peu épais (20 à 25 μ). Sur la face dorsale tout d'abord, puis sur tout le proctodaeum, cet épithélium se transforme en une muqueuse malpighienne caractéristique, haute de 50 μ en moyenne, avec une couche basale composée d'éléments prismatiques, surmontée de nombreuses assises de petites cellules pavimenteuses assez riches en protides sulfhydrilés et contenant une petite quantité d'un mucopolysaccharide peu acide. Cet aspect ne couvre qu'une faible étendue et, très vite, l'évolution des couches superficielles se modifie.

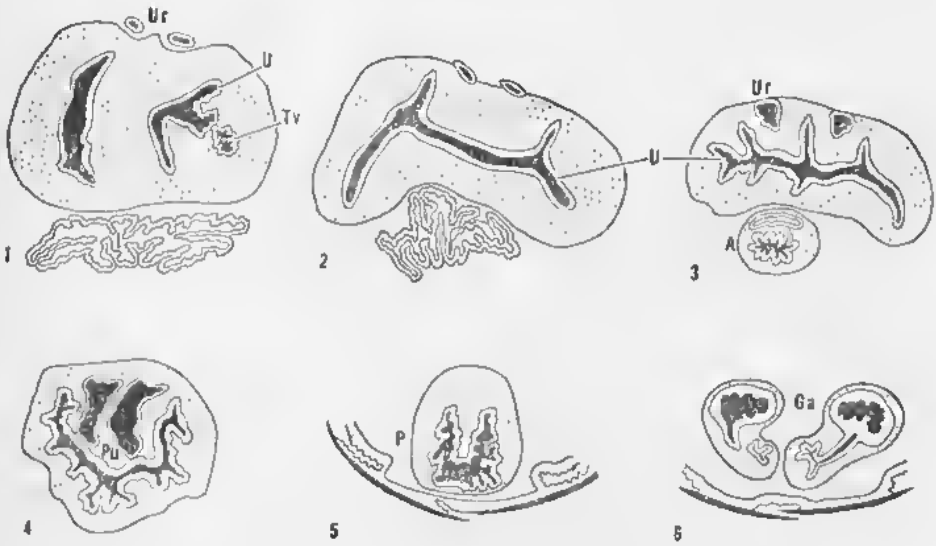


Fig. XVIII. — *Coronella austriaca*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de l'intestin et de l'extrémité crâniale de l'urodacum dorsal, à l'endroit où débouchent les tubes vaginaux.
2 – Au niveau de l'intestin terminal. Remarquer le sinus génital, de grande taille, aplati et non bifide.
3 – Au niveau du sphincter anal.
4 – Au niveau des papilles urinaires coalescentes. Remarquer la dilatation de l'uretère.
5 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum. Remarquer l'absence des glandes cloacales.
6 – Au niveau de la base de la queue. Remarquer les glandes anales et leurs conduits excréteurs.

De façon plus nette que chez l'espèce précédente, on distingue 2 assises bien distinctes dans l'épithélium. Au-dessus des couches pavimenteuses dont la hauteur reste inchangée, apparait une couche de petites cellules constituées en majeure partie par une grosse vacuole centrale, le noyau, plissé et très riche en chromatine, étant repoussé à la périphérie. Ce type d'épithélium se prolonge plus loin que chez *Macroprotodon cucullatus*

Source : MNHN, Paris

et seul le quart cranial de l'urodaeum dorsal est revêtu d'un épithélium muqueux simple analogue à celui qui a été décrit. Signalons toutefois que, dans une courte zone de transition, on trouve une couche basale de très petites cellules à noyaux ratatinés ou pycnotiques. La région anale est tapissée d'un épithélium muqueux bistratifié identique à celui de l'espèce précédente.

Les glandes cloacales sont profondément involuées et réduites à 2 petits tubes, courts et à peine contournés, qui s'enfoncent dans la région médio-dorsale renflée du proctodaeum.

La glande anale dont le diamètre varie de 1 à 2 mm, est tapissée intérieurement par un épithélium stratifié haut de 150 à 220 μ, particulièrement riche en produit de sécrétion (fig. 118).

Une invagination épidermoïde aplatie, aboutissant dans le canal excréteur de la glande cloacale, rappelle beaucoup les hémipénis ébauchés qui ont été décrits chez les Sauriens femelles. Toutefois, compte tenu de la taille des animaux, cette formation est particulièrement réduite chez *Coronella austriaca*.

Bungarus fasciatus (1 femelle au repos sexuel).

Le cloaque de *Bungarus fasciatus* ne diffère de celui des 2 espèces précédentes que par la morphologie du sinus génital. En effet, cette région est bifide à son extrémité craniale et dessine 2 grandes poches en forme d'entonnoir qui se continuent progressivement par le tube vaginal, si bien que l'on ne peut localiser exactement l'orifice des voies génitales ni, *a fortiori*, parler de tubercule génital. Au-delà des poches, le tube vaginal est de structure classique.

Le tiers caudal du proctodaeum est revêtu de l'habituel épithélium malpighien kératinisé. Il n'y a pas de muqueuse malpighienne et les deux tiers craniaux du proctodaeum, ainsi que toute la région dorsale et le tiers caudal de l'urodaeum sont tapissés d'un épithélium muqueux bistratifié dont l'aspect évoque d'assez près celui de la couche superficielle qui, chez *Coronella austriaca*, revêt l'assise profonde pavimenteuse de ces mêmes régions. La couche basale est formée de petites cellules vacuolaires, à noyaux ratatinés ou pycnotiques, la couche superficielle, haute de 25 à 30 μ, de cellules muqueuses dont la pseudo-stratification est très accentuée. Les noyaux, allongés dans le sens de la hauteur, mais régulièrement ovoïdes et pauvres en chromatine, sont situés à des hauteurs très variables. Le produit de sécrétion contient un mucopolysaccharide peu abondant, rassemblé à l'extrémité apicale des cellules dont le noyau est proche de la surface, étiré en longs filaments lorsque le noyau est proche de la couche basale, la partie supérieure de ces cellules étant resserrée entre les éléments voisins. L'épithélium de la région anale est analogue à celui qui vient d'être décrit et seulement un peu moins haut.

Les deux tiers craniaux de l'urodaeum dorsal, y compris les poches vaginales, sont recouverts d'un épithélium simple, constitué en majeure partie de hautes cellules muqueuses prismatiques, de 25 à 30 μ × 4 à 6 μ, à petits noyaux basaux hémisphériques ou ovoïdes, légèrement plissés et riches en chromatine; toute la région supranucléaire est remplie d'une masse dense d'un produit de sécrétion qui réagit fortement à l'APS et retient le bleu alcian. On distingue également des cellules ciliées, nettement

Source : MNHN, Paris

moins abondantes que les précédentes et encastrées entre elles. Ces 2 catégories cellulaires se retrouvent dans le tube vaginal proprement dit, mais l'épithélium est un peu moins haut, les cellules ciliées sont beaucoup plus abondantes et larges, tandis que les cellules muqueuses, plus étroites, contiennent beaucoup moins de produit de sécrétion.

Il existe 2 petites glandes cloacales, réunies en une masse unique dans la région médio-dorsale de la partie caudale du proctodaeum. Les tubes glandulaires, d'un diamètre irrégulier, sont très contournés mais assez peu ramifiés. L'épithélium qui les tapisse est bistratifié. La couche basale est formée de cellules vacuolaires, rappelant celles de la couche basale de l'urodaeum ventral, mais plus grandes, à noyaux soit ratatinés ou pycnotiques, soit plus ou moins ovoïdes et relativement pauvres en chromatine. La couche superficielle est constituée par de hautes et minces cellules prismatiques, à noyaux allongés mais clairs, situés en général dans le tiers basal des corps cellulaires. Le produit de sécrétion se présente sous la forme de gros grains de sécrétion cyanophiles, de taille irrégulière, assez peu abondants et généralement rassemblés dans la région apicale, qui réagissent fortement à l'APS mais ne se colorent pas par le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats modérément positifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats fortement positifs après réduction.

Les glandes anales sont assez larges, en raison de la taille de l'animal, mais leur épithélium n'atteint pas 100 μ de haut, est divisé par des cloisons conjonctives et semble à un stade d'involution (fig. 110). Le produit de sécrétion APS-positif est peu abondant dans les cellules épithéliales et se trouve surtout dans les couches concentriques qui ont desquamé et forment un anneau dans la lumière.

Vipera aspis (2 femelles au repos sexuel).

La morphologie du cloaque de *Vipera aspis* est tout à fait comparable à celle qui a été décrite chez *Bungarus fasciatus*, notamment en ce qui concerne les poches vaginales.

L'épithélium malpighien kératinisé ne recouvre que la partie toute postérieure du proctodaeum. Il existe une muqueuse malpighienne sur une courte zone et le reste du cloaque, à l'exception de l'extrémité antéro-dorsale de l'urodaeum, est revêtu d'un épithélium muqueux stratifié. Comme chez *Coronella austriaca*, on distingue 2 assises nettement séparées par une couche continue de très petites cellules vacuolaires, à noyaux ratatinés ou pycnotiques. La région basale, haute de 20 μ environ, est formée de 2 couches de cellules cubiques, pauvres en cytoplasme, à noyaux ovoïdes et clairs pourvus d'un gros nucléole. La région superficielle, haute de 25 à 30 μ, est constituée d'une seule couche, légèrement festonnée, de mucocytes prismatiques pseudo-stratifiés. Les noyaux, allongés dans le sens de la hauteur, mais régulièrement ovoïdes et clairs, sont pauvres en chromatine et pourvus de 2 nucléoles de taille moyenne. Un mucus dense remplit le tiers apical des corps cellulaires.

Seuls les deux tiers craniaux des poches vaginales sont tapissés d'un épithélium simple, composé à la fois de cellules ciliées et de cellules muqueuses. Son aspect et ses variations considérables au cours du cycle sexuel ont déjà été décrits (Saint Girons, 1957). Il en est de même en ce qui concerne le tube vaginal. Notons toutefois, chez l'individu examiné, l'abon-

Source : MNHN, Paris

dance des grains de glycogène dans tout le cloaque, ainsi que la présence, au niveau des poches vaginales, d'une couche presque continue de labrocytes, à proximité de la membrane basale.

Comme chez tous les Colubroidea femelles étudiés jusqu'à présent, l'uretère est plus ou moins aplati et pauvre en composés glucidiques jusqu'au niveau de la papille urinaire.

FIG. XIX. — *Vipera aspis*, femelle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de l'intestin et de l'extrémité craniale de l'urodaeum dorsal, bifide, qui forme deux « poches vaginales ». Celles-ci se continuent progressivement par les tubes vaginaux.

2 – Au niveau de l'intestin terminal et de l'extrémité caudale des « poches vaginales ».

3 – Au niveau du sphincter anal.

Ces différents niveaux correspondent approximativement aux coupes 1, 2 et 3 de la figure XVIII.

Les glandes cloacales, modérément développées, sont rassemblées en une masse unique sur la face dorsale du proctodaeum. Elles débouchent, par 2 orifices distincts, de chaque côté de la saillie en U que forme le proctodaeum dans son tiers caudal. Le diamètre des tubes glandulaires varie de 50 à 100 μ. Ils sont revêtus d'un épithélium simple, formé de cellules prismatiques hautes de 20 μ en moyenne, à noyaux sphériques ou légèrement plissés situés au tiers basal des corps cellulaires. Le produit de sécrétion, très peu abondant mais réparti également dans toute la région supranucléaire, se présente sous la forme de granulations cyanophiles réagissant à l'APS mais ne retenant pas le bleu alcian. La tétrazoréaction et la recherche des protides sulfhydrilés y donnent les mêmes résultats que chez *Bungarus fasciatus*.

L'aspect des glandes anales est intermédiaire entre ceux qui ont été décrits chez *Coronella austriaca* et chez *Bungarus fasciatus*. Deux invaginations symétriques, assez larges et peu profondes, revêtues d'un épithélium malpighien banal, représentent probablement l'ébauche des hémipénis. Les canaux excréteurs des glandes anales y débouchent.

Cerastes vipera (1 femelle au repos sexuel).

Par rapport à celui de *Vipera aspis*, le cloaque de *Cerastes vipera* ne présente que 2 différences. D'une part, l'épithélium simple, pourvu à la fois de cellules ciliées et de cellules muqueuses, qui recouvre les poches vaginales, s'étend jusqu'au tiers caudal de l'urodaeum, comme chez *Bungarus fasciatus*. D'autre part, les glandes cloacales sont nettement séparées et situées en position dorso-latérale par rapport au proctodaeum; mais elles débouchent à l'emplacement habituel.

Source : MNHN, Paris

Une petite invagination de la face ventrale de la région anale, à proximité de l'extrémité craniale du sphincter anal, représente peut-être une ébauche de vessie. Elle est revêtue d'un épithélium muqueux bistratifié, analogue à celui qui recouvre l'urodaeum ventral et la région anale.

COLUBROIDEA MALES

Macroprotodon cucullatus (1 mâle á la fin de l'activité sexuelle).

Le proctodaeum est de dimensions et de forme comparables à celui de la femelle, mais l'urodaeum est beaucoup plus court. Les 2 tubercules uro-génitaux, assez saillants et étroitement accolés l'un á l'autre, débouchent à la face dorsale de l'urodaeum, près de son extrémité caudale. Les glandes cloacales, beaucoup plus développées que chez la femelle, paires et symétriques, s'étendent en forme de poire allongée sur les faces latéro-dorsales du cloaque, jusqu'à l'extrémité craniale de celui-ci.

Le revêtement épithélial du cloaque est beaucoup moins diversifié que chez les Colubroidea femelles. Un épithélium malpighien kératinisé, haut de 20 á 30 μ, recouvre le tiers caudal du proctodaeum (fig. 8 et 9). Tout le reste du cloaque est tapissé d'un épithélium muqueux bistratifié, haut de 21 à 28 μ. La couche basale est composée de cellules cubiques ou légèrement prismatiques, à noyaux ovoïdes ou sphériques, pauvres en chromatine; les cytoplasmes sont clairs. La couche superficielle, un peu plus haute, présente de gros noyaux ovoïdes et clairs, situés á la partie basale des cellules, le tiers apical étant rempli d'une masse dense de granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS et se colorent par le bleu alcian.

Dans sa partie postérieure, le canal déférent dont le diamètre varie de 250 á 300 μ, contient encore de nombreux spermatozoïdes, mais il n'est pas dilaté. L'épithélium, simple, est en principe constitué de cellules prismatiques de 12 × 5 μ, à gros noyaux basaux assez riches en chromatine et légèrement plissés; la région supranucléaire contient en petite quantité des granulations cyanophiles assez fines qui réagissent à l'APS et retiennent légèrement le bleu alcian. Toutefois, comme l'épithélium dessine dans la lumière de nombreuses languettes dépourvues de support conjonctif, il semble souvent pseudo-stratifié et la forme des cellules subit d'importantes variations.

L'uretère est tout à fait semblable à celui de la femelle, à cela près que les mucopolysaccharides rassemblés à l'apex des cellules sont un peu plus abondants (fig. 43).

Chaque glande cloacale débouche, par un orifice unique, sur le côté de la partie postérieure du proctodaeum. En augmentant régulièrement de diamètre, ce canal se poursuit jusqu'au niveau de l'urodaeum, puis se ramifie, l'ensemble ayant la forme d'une poire allongée.

Les tubes glandulaires dont le diamètre varie de 40 à 100 μ, sont revêtus — tout comme le canal excréteur — d'un épithélium simple formé de cellules prismatiques hautes de 14 á 18 μ, à noyaux basaux, ovoïdes ou plus ou moins plissés et pauvres en chromatine. Les cytoplasmes sont clairs et des granulations cyanophiles, réagissant à l'APS et retenant légèrement le bleu alcian, n'apparaissent, en petit nombre, qu'à l'extrémité toute apicale des cellules.

Source : MNHN, Paris

Les glandes anales ont un diamètre légèrement supérieur à celui que nous avons trouvé chez la femelle, mais la hauteur de l'épithélium ne dépasse pas 15 à 20 μ. Dans la lumière, on distingue à proximité de l'épithélium, un anneau large de 20 à 25 μ et formé de nombreuses couches concentriques de cellules très aplaties, à noyaux pycnotiques mais encore reconnaissables, l'ensemble étant très riche en un produit APS-positif. Toute la partie centrale est remplie par des débris grumeleux, riches en amino-acides aromatiques mais ne réagissant plus à l'APS.

La base de l'hémipénis, où débouche la glande anale, est constituée par un canal plus ou moins aplati mais à lumière encore large, revêtu d'un épithélium malpighien kératinisé banal, haut de 30 μ en moyenne. Dans le corps de l'organe, le sac hémipénien s'élargit beaucoup, il est circulaire sur coupe et intérieurement hérissé de longues épines. A ce niveau, l'épithélium n'est plus constitué que par une couche de cellules basales cubiques, à noyaux allongés parallèlement à la surface et riches en chromatine et une couche superficielle de cellules aplaties à des stades variés de kératinisation.

L'axe des saillies qui s'avancent dans la lumière est constitué d'une pièce osseuse. Cette dernière, dont la forme générale est celle d'une massue à extrémité renflée, est entourée d'une couche dense de tissu conjonctif, impossible à délimiter par rapport au derme. Au sein de la pièce osseuse elle-même, on rencontre d'assez rares ostéocytes ainsi qu'un tissu riche en fibres dont certaines sont manifestement en continuité avec le tissu conjonctif environnant. Ce dispositif solidarise de façon ferme la pièce osseuses et les parties molles dont elle représente le support. A côté des cellules dont les détails de structure sont difficiles à étudier en raison de l'état de conservation des tissus, l'examen montre une substance fondamentale qui cimente les fibres déjà mentionnées. On ne note ni lamelles osseuses, ni ostéons. APS-positive, la substance fondamentale comporte des zones peu étendues pourvues d'affinité pour le bleu alcian. Cette hétérogénéité des constituants glucidiques explique des différences d'affinité tinctoriale dans les conditions des colorations trichromiques usuelles. En effet, des zones érythrophiles étendues et des zones cyanophiles beaucoup plus restreintes coexistent sur coupes colorées par le trichrome en un temps, par la variante de la méthode de Cleveland-Wolfe utilisée ici, ainsi que par la méthode de Mann.

Natrix maura (1 mâle au repos sexuel, 1 male en activité sexuelle).

Anatomiquement, le cloaque de *Natrix maura* est identique à celui qui vient d'être décrit.

Du point de vue histologique, il y a lieu de signaler que les parties dorsales et latérales de l'urodaeum sont revêtues d'un épithélium dont la hauteur atteint 50 à 60 μ. De nombreuses assises pavimenteuses, riches en protides sulfhydrilés, à noyaux ovoïdes et clairs, sont recouvertes sans transition par une couche de mucocytes prismatiques, hauts de 20 à 25 μ, remplis de mucopolysaccharides acides et dont les noyaux, basaux, sont extrêmement aplatis et riches en chromatine, presque pycnotiques. Cette couche superficielle desquame par place.

Chez un individu au repos sexuel, les glandes cloacales sont identiques à celles de *Macroprotodon cucullatus*. Chez un autre animal, sacrifié un peu avant la période d'accouplement, elles sont beaucoup plus développées

Source : MNHN, Paris

et dépassent largement le niveau cranial du cloaque (fig. 57). L'épithélium des tubes glandulaires est haut de 25 à 30 µ. De petites cellules cubiques forment une assise basale presque continue, surmontée de grandes cellules prismatiques. Les noyaux de ces dernières, plissés mais assez grands et peu riches en chromatine, sont situés à mi-hauteur des corps cellulaires dont une grande vacuole occupe souvent la région basale. Les cytoplasmes sont parsemés de fines granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS et se colorent modérément par le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats faiblement positifs, la recherche des protides sulfhydrilés des résultats fortement positifs après réduction, négatifs ou faiblement positifs sans réduction.

Dans les hémipénis, seule la nature des épines diffère de ce qui a été décrit chez *Macroprotodon cucullatus*. En effet, l'examen des coupes orientées convenablement montre, à la base de chaque saillie, un axe conjonctif constitué de cellules assez volumineuses, à noyaux relativement clairs et ovoïdes, les limites des cytoplasmes étant souvent difficiles à apercevoir en raison de la présence d'un feutrage dense de fibres assez épaisses et pourvues de toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques du collagène. Ce feutrage de fibres se continue sans délimitation nette avec le derme sur lequel repose l'épithélium. C'est vers l'apex de la saillie que cet aspect change, du fait de l'interposition, entre l'axe conjonctif qui vient d'être décrit et l'épithélium, d'une substance fondamentale très abondante. Dans cette dernière région, l'épiderme, soutenu par la membrane dermique, ne repose plus sur un tissu conjonctif riche en fibres, mais sur une masse amorphe ou faiblement grenue, ne contenant pas de cellules et reposant à son tour sur l'axe fibreux déjà décrit. Les cellules de l'axe sont également entourées de cette substance. Celle-ci, fortement cyanophile dans les conditions des trichromes usuels, prend, après réaction à l'APS, une teinte violacée; elle est dépourvue de toute affinité pour le bleu alcian et contient une quantité assez faible de protides sulfhydrilés. La réaction à l'APS montre, en outre, de petites mottes anguleuses, irrégulièrement réparties, dont les caractères morphologiques incitent à admettre la nature glycogénique.

Les données qui viennent d'être exposées fournissent quelques indications quant à la constitution chimique de la substance fondamentale. En effet, l'absence de toute affinité pour le bleu alcian exclut la présence, en quantité tant soit peu notable, de mucopolysaccharides acides. La réactivité à l'APS pourrait donc correspondre soit à la présence de mucopolysaccharides neutres, soit à celle de glycoprotéines au sens large du terme et les méthodes histochimiques mises en œuvre ne permettent pas de trancher entre ces deux hypothèses.

Du point de vue morphologique, le classement, dans le cadre des tissus de soutien, de l'axe conjonctif des saillies péniennes chez *Natrix maura*, pose un difficile problème. L'absence de cellules au sein de la substance fondamentale qui soutient la membrane dermique dans les zones apicales interdit de considérer ce tissu comme étant du cartilage. Cette hypothèse est, par ailleurs, rendue insoutenable par l'absence de mucopolysaccharides acides histochimiquement décelables. Il ne saurait s'agir de tissu de soutien vésiculeux, puisque la rigidité de l'ensemble est assurée par une substance extra-cellulaire. Tous les caractères morphologiques interdisent le classement dans les tissus chordoïdes ou chondroïdes; en effet, les cellules de

Source : MNHN, Paris

l'axe ne semblent pourvues d'aucune différenciation ectoplasmique. C'est le rapprochement avec les tissus de soutien « mucoïdes », dont le type est celui de la crête de Coq, qui nous paraît, dans l'état actuel de nos informations, le plus plausible.

Bungarus fasciatus (1 mâle au repos sexuel).

La morphologie générale du cloaque de *Bungarus fasciatus* est tout à fait comparable à celle qui a été décrite chez *Macroprotodon cucullatus;* il en est de même du revêtement épithélial de l'urodaeum et de l'uretère.

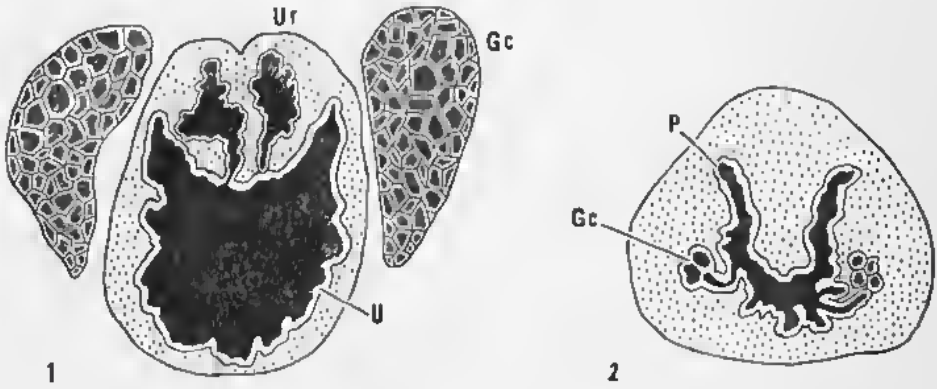


FIG. XX. — *Bungarus fasciatus*, mâle. Coupes transversales.

1 – Au niveau de la papille uro-génitale. Remarquer le grand développement des deux glandes cloacales.

2 – Au niveau de la partie moyenne du proctodaeum. Remarquer le canal excréteur de chacune des glandes cloacales.

Le canal déférent est nettement involué et son épithélium, haut de 6 μ, est constitué en majeure partie d'une couche de cellules cubiques, à noyaux ratatinés et assez riches en chromatine. Par place, il existe de très petites cellules basales en forme de coin.

Les glandes cloacales sont extrêmement développées, même chez l'individu au repos sexuel que nous avons examiné (fig. 58). L'épithélium des tubes glandulaires comprend, au-dessus d'une couche basale de petits éléments à noyaux rabougris, une couche de cellules prismatiques hautes de 30 à 35 μ, à noyaux basaux hémisphériques ou ovoïdes, souvent plissés et riches en chromatine. La partie centrale de la cellule est fréquemment occupée par une grande vacuole, la moitié apicale peut, soit contenir quelques granulations bien individualisées, soit être entièrement bourrée de grains de sécrétion cyanophiles qui réagissent fortement à l'APS et ne se colorent pas par le bleu alcian. La tétrazoréaction y donne des résultats positifs, ainsi que la recherche des protides sulfhydrilés. La lumière des nombreux canaux collecteurs, dont le diamètre peut dépasser 200 μ, est entièrement remplie par un produit de sécrétion d'aspect colloïdal et, à faible grossissement, l'ensemble évoque l'aspect d'une glande thyroïde. Il n'y manque même pas les vacuoles dites de résorption.

Les glandes anales ressemblent de près à celles qui ont été décrites chez la femelle, mais la hauteur de l'épithélium est légèrement moindre.

Source : MNHN, Paris

Vipera aspis (2 mâles en activité sexuelle).

La morphologie du cloaque et son revêtement épithélial ne diffèrent pas de ceux de *Macroprotodon cucullatus*.

Les glandes cloacales sont, anatomiquement, moins développées que chez les espèces précédentes et atteignent seulement le niveau de l'urodaeum. Elles sont également moins latérales et s'accolent généralement au niveau de la ligne médio-dorsale du proctodaeum. Chez les animaux

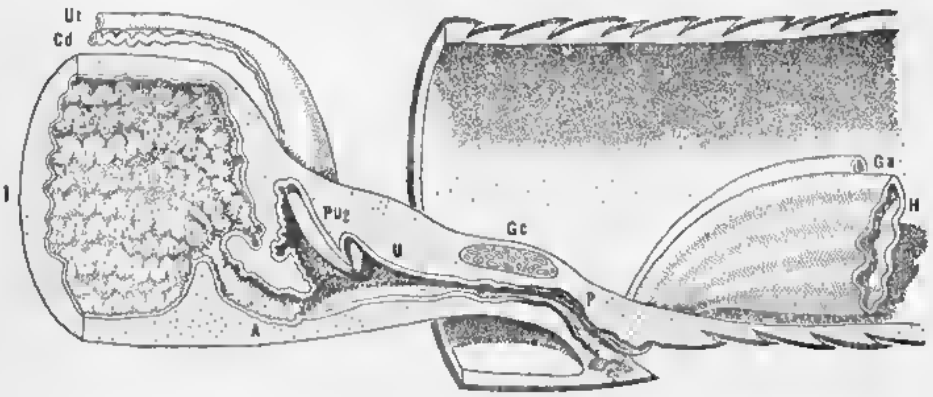


FIG. XXI. — *Vipera aspis*, mâle.
Vue du cloaque, après une section effectuée selon un plan sagittal.

Remarquer le faible développement de l'urodaeum dorsal et l'important dimorphisme sexuel qui en résulte.

examinés, les tubes glandulaires sont recouverts de cellules prismatiques, hautes de 15 à 18 μ, à noyaux sphériques et clairs situés dans le tiers basal. La moitié apicale des cytoplasmes contient un produit de sécrétion peu abondant, sous forme de fines granulations cyanophiles qui réagissent à l'APS mais ne retiennent pas le bleu alcian. Il existe en outre des cellules basales aplaties, parfois dispersées, parfois contiguës.

Les hémipénis, étudiés par FAURE (1920), portent des saillies très pointues dont le support osseux affleure à l'extrémité apicale.

Le cloaque de *Atractaspis* sp. ne mérite pas de mention particulière à cela près que les glandes anales sont aussi développées chez le jeune individu que nous avons disséqué que chez les adultes des autres espèces (fig. 117 et 118).

Source : MNHN, Paris

REVUE SYNTHÉTIQUE DES RÉSULTATS

Les descriptions données dans les chapitres précédents font apparaître une grande diversité des détails morphologiques. Il est donc apportun de les regrouper ici sous une forme synthétique, en envisageant successivement l'anatomie générale du cloaque, les caractères histologiques de son revêtement épithélial et ceux des conduits qui y débouchent, puis les glandes cloacales.

ANATOMIE GÉNÉRALE DU CLOAQUE

L'architecture générale du cloaque des Lépidosauriens est illustrée par les figures II à XXI. Il y a toutefois lieu de rappeler ici l'emplacement ventral de la vessie dans tous les cas où elle existe et la tendance nette à la formation, du côté dorsal, d'un sinus uro-génital ou génital.

Dans les deux sexes, la vessie est toujours absente chez les Ophidiens et, au contraire, bien développée chez tous les Scincomorpha, Anguimorpha et Amphisbaenia que nous avons examinés. Elle est généralement réduite ou absente chez les Gekkota et les Iguania.

Femelles.

Le cloaque de la femelle présente, suivant la position systématique, des particularités portant sur l'étendue du sinus génital, l'emplacement du tubercule génital et de la papille urinaire et la conformation de la partie terminale de l'oviducte.

Le *sinus génital*, c'est-à-dire la poche dorsale de l'urodaeum où débouchent les oviductes, est, suivant les cas, plus ou moins étendu dans le sens cranial. A peine ébauché et ne dépassant pas le plan transversal défini par l'extrémité caudale du sphincter anal chez *Sphenodon* et chez la plupart des Iguanidés, il est nettement plus étendu et parfois légèrement bilide chez les Agamidés, les Scincidés, les Feylinidés, les Teidés et les Amphisbéniens. Très profond chez les autres Squamata, il peut être simple (certains Gekkota, les Anguimorpha et certains Ophidiens), ou plus ou moins bifide (certains Gekkota, les Lacertidés et certains Colubroidea). Les Chamaeleonidés et les Iguanidés du genre *Anolis* présentent un sinus génital bilide dont les cornes sont particulièrement longues et étroites.

Non moins variable est la manière dont débouchent, dans l'urodaeum dorsal, les oviductes. Dans la plupart des cas la portion terminale de chacun d'eux, ou tube vaginal, s'ouvre au sommet d'un tubercule génital. Plus ou moins saillants dans la lumière, ces tubercules génitaux sont situés côte à côte, sur la paroi dorsale de l'urodaeum, à la hauteur du sphincter anal. Chez les Chamaeléonidés et chez *Anolis*, les tubercules génitaux, de petite taille, sont proches de l'extrémité craniale de chaque corne du

Source : MNHN, Paris

sinus génital. Chez les Anguimorpha, les tubercules génitaux, craniaux par rapport au sphincter anal, occupent un emplacement latéral (Varanidés), ou ventral (Anguidés et Anniellidés). Chez les Lacertidés, les Boidés et les Colubroidea, les 2 tubes vaginaux s'ouvrent à l'extrémité craniale du sinus génital, le tubercule génital étant réduit (Boidés) ou absent. Un seul de ces orifices, le droit, persiste chez les Typhlopidés et chez les Leptotyphlopidés.

L'orifice de l'uretère se situe, chez la majorité des Lépidosauriens, au sommet d'une papille urinaire plus ou moins saillante, placée au tiers caudal de la face dorsale de l'urodaeum. Chez les Colubroidea et chez les Téidés, les papilles, de grande taille, sont coalescentes et occupées par une importante dilatation ampullaire de la partie terminale de l'uretère. Chez les Chamaeleonidés, l'uretère s'ouvre directement dans l'urodaeum, par un orifice allongé. Chez les Typhlopidés et les Boidés, les papilles urinaires sont situées à la partie moyenne de la face dorsale de l'urodaeum, au niveau du sphincter anal. Chez les Amphisbaenia, les uretères débouchent à la limite caudale du tubercule génital et chez *Sphenodon* à mi-hauteur du versant caudal de ce tubercule.

La partie terminale de l'oviducte, ou tube vaginal, présente, chez toutes les espèces examinées à l'exception des Typhlopidés, la forme d'un cylindre légèrement contourné dont la longueur est d'autant plus grande que le tubercule génital occupe une position plus caudale. Un conduit plus aplati et à parois plus minces fait suite à ce tube vaginal; c'est ce dernier segment qui s'abouche directement au cloaque chez les Typhlopidés. La partie utéro-vaginale de l'oviducte se dilate, chez les Lacertidés et chez les Iguanidés (à l'exception d'*Anolis*), en une couche aplatie qui entoure plus ou moins complètement la partie terminale de l'intestin.

Mâles.

Le cloaque du mâle est, anatomiquement, plus simple et surtout beaucoup plus uniforme que celui de la femelle. L'urodaeum dorsal est encore moins profond que chez les femelles dont le sinus génital ne dépasse pas le niveau du sphincter anal. Sa paroi dorsale porte une papille urogénitale, plus ou moins saillante, située dans un plan transversal nettement caudal par rapport au sphincter anal; l'uretère débouche à son sommet. Le canal déférent s'ouvre dans la partie toute terminale de l'uretère, sauf chez *Sphenodon* où les 2 orifices semblent distincts, quoique très proches l'un de l'autre.

CARACTÈRES HISTOLOGIQUES DU REVÊTEMENT ÉPITHÉLIAL

Proctodaeum.

En partant des lèvres cloacales, recouvertes de tégument dépourvu d'écailles, mais épais, le revêtement du proctodaeum présente, dans les cas typiques, trois zones. A proximité de l'orifice, la paroi proctodéale porte un épithélium pavimenteux stratifié et kératinisé, le *stratum corneum* étant très mince et la dégénérescence des noyaux souvent incomplète au

Source : MNHN, Paris

stade où se fait la desquamation des cellules. Une zone de muqueuse malpighienne (épidermoïde), pavimenteuse et stratifiée, mais non kératinisée, fait la jonction entre la région cutanée et la partie craniale du proctodaeum; celle-ci est recouverte d'une muqueuse dont l'épithélium est prismatique stratifié, les cellules superficielles étant mucipares. Les caractères histologiques de ce dernier type d'épithélium sont donc ceux de l'épithélium urodéal; ils sont décrits ci-dessous.

L'étendue des 3 zones est très variable suivant les espèces. L'épithélium malpighien kératinisé peut s'arrêter presque au ras de l'orifice cloacal ou, au contraire, recouvrir la totalité du proctodaeum. La zone de muqueuse malpighienne est souvent absente. Dans la zone de transition, une assise superficielle de mucocytes prismatiques recouvre souvent un épithélium encore pavimenteux et stratifié, mais ne se kératinisant plus.

Urodaeum ventral et région anale.

L'épithélium cloacal correspondant à cette région comporte 2 à 3 couches de cellules; l'assise superficielle, toujours riche en mucopolysaccharides assez acides donnant la réaction à l'APS et colorables par le bleu alcian, est composée de cellules cubiques ou prismatiques. Les noyaux occupent évidemment un emplacement basal. La couche ou les deux couches sous-jacentes aux mucocytes qui viennent d'être mentionnés, sont faites de cellules nettement plus petites, cubiques, à noyaux centraux; les cytoplasmes sont « clairs », légèrement acidophiles après mise en œuvre des méthodes générales et ne contiennent pas de mucopolysaccharides histochimiquement décelables. La région anale, qui s'étend jusqu'à l'extrémité craniale du sphincter anal, se caractérise généralement par l'abondance particulière des sécrétions muqueuses.

Chez les Boidés et les Colubroidea, la région anale est tapissée d'un épithélium analogue à celui qui vient d'être décrit, mais l'urodaeum ventral est revêtu d'une épaisse muqueuse malpighienne. Des mucopolysaccharides acides apparaissent en petite quantité dans les couches superficielles, sans que se différencient de véritables mucocytes.

Urodaeum dorsal, sinus génital.

Chez les mâles, cette partie de la paroi cloacale ne présente aucune particularité par rapport à l'urodaeum ventral. Il en est généralement de même chez les femelles au repos sexuel. Par contre, l'activité sexuelle se traduit, chez les femelles de toutes les espèces, par une hypertrophie de l'épithélium dans cette région. Assez peu marquée chez l'ensemble des Ophidiens, l'hypertrophie en question devient considérable chez certains Sauriens. Chez les Gekkota, le nombre des assises cellulaires est notablement accru et les préparations suggèrent l'idée d'une desquamation très active; on ne trouve pas de couche continue de grands mucocytes superficiels, mais des mucopolysaccharides acides sont décelables dès les couches profondes de l'épithélium. Parmi les Iguanidés, *Anolis stratulus* présente la même hypertrophie épithéliale au sommet des plis de l'urodaeum dorsal, alors que la couche continue de mucocytes persiste dans le fond des plis. Chez les autres représentants de cette famille, l'hyper-

Source : MNHN, Paris

trophie épithéliale et la sécrétion abondante de mucus affectent toute l'étendue de l'épithélium de recouvrement. Toutes les couches épithéliales participent au processus d'hypertrophie chez les Chamaeleonidés, mais les mucopolysaccharides sont peu abondants et il y a élaboration d'un produit de sécrétion érythrophile. Chez les Scincomorpha, l'hypertrophie porte sur l'ensemble de l'épithélium (Scincidés et Téidés), sur la couche superficielle (Feylinidés) ou, au contraire, sur les couches profondes seulement (Lacertidés). C'est l'hypertrophie des mucocytes de recouvrement qui domine chez les Agamidés, les Anguimorpha et les Typhlopidés. Chez les Boïdés et les Colubroidea, enfin, on rencontre, dans le fond du sinus génital, une zone d'étendue très variable (le sommet du tubercule génital chez *Morelia*, presque toutes les poches vaginales chez *Vipera*, le quart antérieur de l'urodaeum dorsal chez *Coronella*, la moitié chez *Macroprotodon*, les deux tiers chez *Bungarus* et *Cerastes*) qui est revêtue d'un épithélium pseudo-stratifié comprenant à la fois des cellules ciliées et des mucocytes. Cet épithélium présente des ressemblances incontestables avec celui du tube vaginal. La région moyenne de l'urodaeum dorsal est tapissée d'un épithélium muqueux stratifié, les couches inférieures étant pavimenteuses, riches en protides sulfhydrilés et pauvres en glucides; la couche superficielle, nettement séparée des précédentes, est constituée de mucocytes hauts, étroits et souvent pseudo-stratifiés. Comme nous l'avons rappelé, l'hypertrophie corrélative de l'activité sexuelle n'est pas aussi spectaculaire que chez certains Sauriens.

Cette hypertrophie au moment de l'activité sexuelle, qui fait de l'urodaeum dorsal des femelles un récepteur hormonal, revêt donc des modalités diverses, puisqu'elle peut porter soit sur toute la paroi épithéliale, soit sur certaines de ses couches, la sécrétion habituelle de mucopolysaccharides acides étant, selon les cas, accrue ou diminuée. Chez tous les Lépidosauriens, l'extrémité caudale de l'urodaeum dorsal est revêtue d'un épithélium analogue à celui de l'urodaeum ventral.

Chez toutes les espèces examinées, à l'exception de *Feylinia*, les glandes urodéales, lorsqu'elles existent, sont de simples cryptes de l'épithélium de surface, parfois très peu profondes, parfois ramifiées, caractérisées par un développement constant des mucocytes. Chez *Feylinia curorri*, espèce où les glandes urodéales sont spécialement développées, le produit de sécrétion, érythrophile, est dépourvu de mucopolysaccharides acides; la réaction à l'APS et la tétrazoréaction y donnent des résultats faiblement positifs.

Les glandes urodéales ainsi définies n'existent, en plus ou moins grande abondance, qu'au niveau du sinus génital et elles s'avancent rarement jusqu'au tiers caudal de l'urodaeum dorsal. On les rencontre chez les Cekkonidés, certains Iguanidés, les Feylinidés, les Téidés, les Anguidés et les Varanidés; parmi les Amphisbéniens examinés ici, seule une femelle de *Trogonophis wiegmanni* en activité sexuelle en montre. Les glandes urodéales n'existent chez aucun Ophidien.

Intestin terminal.

La structure de l'intestin terminal permet d'individualiser 4 types morphologiques. Le plus fréquent d'entre eux, qui existe chez l'ensemble des Sauriens, est caractérisé par un épithélium simple, fait de cellules

Source : MNHN, Paris

prismatiques dont les plus nombreuses contiennent, au pôle apical, de rares granulations APS-positives, non colorables par le bleu alcian; à côté d'elles, on rencontre des cellules plus riches en grains de sécrétion, ces derniers, nettement colorables par le bleu alcian, remplissant toute la partie apicale du corps cellulaire; une troisième catégorie de cellule, la plus rare, correspond à des éléments grossièrement ovoïdes, à cytoplasme hyalin et dépourvu de tout produit de sécrétion.

Deux autres types morphologiques comportent un revêtement épithélial constitué uniquement de cellules prismatiques dont la partie supranucléaire est très riche en un produit de sécrétion APS-positif et colorable par le bleu alcian. Cet épithélium repose directement sur la basale chez les Scolécophidia et chez les Boïdés; il recouvre une ou deux assises de cellules épithéliales chez *Sphenodon*.

L'épithélium de surface du dernier type morphologique est pseudo-stratifié et comporte d'une part des cellules caliciformes, d'autre part des mucocytes prismatiques; cet épithélium existe chez tous les Colubroidea.

Vessie.

L'épithélium de revêtement du dérivé allantoïdien qu'est la vessie des Lépidosauriens correspond, dans les cas où l'organe est très peu développé, à celui de la région anale. Lorsque la vessie est plus grande, le nombre des strates de l'épithélium diminue à partir de l'orifice d'abouchement au cloaque et, chez beaucoup d'espèces, des cellules ciliées apparaissent en surface. Il va de soi que la morphologie de l'épithélium varie grandement suivant l'état de replétion de la vessie.

Autres structures.

L'uretère des femelles est tapissé, chez tous les Lépidosauriens, d'un épithélium prismatique pseudo-stratifié dont les cellules contiennent, au pôle apical, un produit de sécrétion riche en mucopolysaccharides acides. Assez peu abondant chez les Colubroidea, ce produit remplit toute la partie supranucléaire des corps cellulaires chez les autres Lépidosauriens étudiés ici.

L'uretère des mâles au repos sexuel ne diffère pas de celui des femelles; il ne subit, chez les Ophidiens et les Amphisbéniens, aucune modification lors de l'activité reproductrice. Chez les Gekkota et les Scincomorpha, tout l'uretère participe à la poussée d'activation sexuelle, si bien qu'une structure comparable à celle du segment sexuel du rein se trouve réalisée jusqu'à la papille urinaire. Chez les Iguania et les Anguimorpha il persiste, même à la période d'activation sexuelle, un très court segment muqueux.

Canal déférent. Assez pauvre en spermatozoïdes, la partie intracloacale du canal déférent n'atteint jamais le calibre des segments extra-cloacaux de ce conduit. Nos données ne permettent pas de discuter d'éventuelles modifications de structure au cours du cycle reproducteur.

Le canal de Wolff des femelles existe, avec de notables variations individuelles, chez la plupart des Lépidosauriens. Il se présente sous la forme d'un conduit de faible diamètre, à lumière virtuelle, qui s'abouche dans l'uretère au sein de la papille urinaire. Chez l'individu femelle de *Morelia spiloles* examiné ici, le canal de Wolff est très large; sa lumière contient

Source : MNHN, Paris

les formations — spermatozoïdes ou produit de sécrétion — au sujet desquelles nous nous sommes étendu dans la partie descriptive et dont l'interprétation nécessiterait de nouvelles recherches.

L'épithélium du *tube vaginal* est d'une uniformité de structure remarquable à travers tout le groupe étudié ici et comporte un mélange de cellules pourvues d'une ciliature assez courte, à noyaux proches de l'apex, la partie basale des cytoplasmes étant effilée, et de mucocytes prismatiques. L'emplacement basal des noyaux de cette dernière catégorie cellulaire confère à l'épithélium du tube vaginal son caractère pseudo-stratifié.

GLANDES CLOACALES

Les caractères morphologiques des glandes cloacales sont résumés dans les tableaux II et III dont l'examen montre une grande diversité selon l'espèce et le sexe.

Il s'agit, dans tous les cas, de glandes tubuleuses dont le degré de ramification est variable. Disposées autour du proctodaeum chez *Sphenodon* et les Sauriens, groupées à la base de la queue chez les Typhlopidés et Leptotyphlopidés, dorsales ou latérales par rapport au proctodaeum chez les Boidés et les Colubroidea, ces glandes montrent une tendance très nette à la constitution de massifs anatomiquement individualisés et à la formation d'un système canaliculaire monostomatique; en effet, le débouché dans le cloaque se fait par de nombreux orifices chez *Sphenodon* et chez les Sauriens, par deux orifices chez les Boidés et chez les Colubroidea, par un seul chez les Typhlopidés et Leptotyphlopidés. Rappelons qu'aucune glande cloacale n'a pu être identifiée chez une lemelle d'*Anolis stratulus*, autopsiée en pleine activité sexuelle, et chez une femelle de *Coronella austriaca*, au repos sexuel.

TABLEAU II. — **Glandes cloacales des femelles**

	Type cellulaire	Cyanophilie	Érythrophilie	A P S	Bleu alcian	Tétrazoréaction	S S + S H	S H
Sphenodon : tubes peu nombreux, non ramifiés, en position latérale. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	±	0	0	0
Gekkonidæ : tubes plus ou moins dispersés (deux masses ventrales et deux masses latéro-dorsales chez *Hoplodactylus*). Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	±	0	0	0
Xantusidæ : tubes dispersés et non ramifiés. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	±	0	0	0
Pygopodidæ : 2 glandes ventrales accolées et 2 glandes latéro-dorsales allongées. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	±	0	0	0
Iguanidæ : 1 masse ventrale aplatie et, souvent, 2 petites glandes latérales. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	+	0	0	0

Source : MNHN, Paris

Agamidæ : Glandes tubuleuses, peu ramifiées, entourant complètement le proctodaeum. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	+	0	0	0
Chamaeleonidæ : morphologie comme Agamidæ. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	0	0	0	0
Scincidæ : tubes peu ramifiés, éparpillés autour du proctodaeum. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	+	0	±	0
Feylinidæ : 2 petites glandes ovoïdes, latérales. Probablement un seul type cellulaire.	M	+	0	+	±	+	+	±
Lacertidæ : glandes tubuleuses ramifiées, entourant presque complètement le proctodaeum. 2 catégories cellulaires mélangées.	M	+	0	+	0	0	0	0
	S	0	+	0	0	+	+	±
Teidæ : 1 masse ventrale aplatie. Probablement un seul type cellulaire.	M	0	+	+	0	+		
Anguidæ : glandes assez grandes, de forme variable. Deux catégories cellulaires, plus ou moins localisées.	M	+	0	+	+	0	0	0
	S	0	+	0	0	+	0	+
Anniellidæ : 8 petites glandes ventrales et 2 masses dorso-latérales. Deux catégories cellulaires, mal localisées.	M	+	0	+	+	0	0	0
	S	0	+	0	0	0	0	0
Amphisbaenidæ : 1 glande ventrale, 2 glandes dorsales allongées. Une seule catégorie cellulaire.	M	+	0	+	0			
Trogonophidæ : seulement 2 glandes dorsales allongées. Une seule catégorie cellulaire.	M	+	0	+	0			
Typhlopidæ : 1 glande ovoïde, à la base de la queue, atteignant l'extrémité dorsale du proctodaeum. Un seul type cellulaire.	M	0	+	+	0	+	+	0
Boidæ : 2 glandes rassemblées dans la dépression dorsale du proctodaeum. Probablement deux catégories cellulaires, mal localisées.	M	+	0	+	+	0	0	0
	S	+	0	+	0	+	+	
Colubroidea : 2 glandes, dorso-latérales ou rassemblées dans la dépression dorsale du proctodaeum. Une seule catégorie cellulaire.	?	+	0	+	0	±	+	0

A P S = méthode à l'acide periodique-Schiff; SS + SH = protides sulfhydrilés totaux; SH = protides sulfhydrilés révélables sans réduction préalable des coupes; M = glandes ou cellules de type « muqueux »; S = glandes ou cellules de type « séreux ».

Du point de vue de la constitution cellulaire des tubes glandulaires, plusieurs éventualités ont été constatées. Il existe deux catégories cellulaires chez les individus des deux sexes appartenant aux familles des Lacertidés, des Anguidés et des Anniellidés. Seuls les mâles sont pourvus de glandes cloacales à deux types cellulaires chez les Gekkonidés, les Xantusidés et les Iguanidés. Une seule catégorie cellulaire forme les glandes cloacales, dans les deux sexes, chez *Sphenodon*, les Agamidés, les Chamaeleonidés, les Feylinidés, les Varanidés, les Amphisbénidés, les Trogonophidés et chez les Serpents. Des représentants d'un seul sexe ont été examinés en ce qui concerne un certain nombre de familles; il existe deux catégories cellulaires chez le mâle d'*Heloderma* et une seule chez les femelles des Pygopodidés et des Téidés, ainsi que chez les mâles des Leptotyphlopidés.

Source : MNHN, Paris

Chez *Sphenodon* et chez les Sauriens, lorsqu'il n'existe qu'un type cellulaire, les caractères histologiques sont ceux de la cellule « muqueuse »; en effet, le produit de sécrétion est cyanophile, APS-positif, souvent colorable par le bleu alcian et métachromatique, les protides y étant, au

TABLEAU III. — **Glandes cloacales des mâles.**

	Type cellulaire	Cyanophilie	Érythrophilie	A P S	Bleu alcian	Tétrazoréaction	S S + S H	S H
Sphenodon : tubes peu nombreux, non ramifiés, en position latérale. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	0			
Gekkonidæ : 2 masses ventrales accolées, 2 glandes latéro-dorsales allongées. Glandes ventrales muqueuses, glandes dorsales « séreuses ».	M S	+ 0	0 +	+ +	± 0	0 0	0 0	0 0
Xantusidæ : simples tubes contournés, mais non ramifiés. Deux catégories cellulaires juxtaposées, parfois superposées.	M S	+ 0	0 +	+ +	0 0	0 0	0 0	0 0
Iguanidæ : 1 grosse masse ventrale, 2 à 4 petites glandes latéro-dorsales. Deux catégories cellulaires superposées.	M S	+ 0	0 +	+ 0	0 0	0 ±	± 0	0 0
Agamidæ : 1 glande ventrale et 1 glande dorsale, aplaties. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	0	0	0	0
Chamaeleonidæ : tubes peu ramifiés, entourant le proctodaeum. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	0	0	0	0
Scincidæ : 1 grosse masse ventrale muqueuse et 2 grosses masses latérales « séreuses ».	M S	+ 0	0 +	+ +	± 0	0 +	± +	0 ±
Feylinidæ : 2 glandes latérales sphériques. Probablement un seul type cellulaire.	M	+	0	+	±	+	+	±
Lacertidæ : 2 masses ventrales accolées, surtout muqueuses et 2 masses latérales, surtout « séreuses ».	M S	+ 0	0 +	+ 0	0 0	0 +	0 +	0 ±
Anniellidæ : 8 petites glandes ventrales et 2 glandes dorso-latérales. Deux catégories cellulaires mélangées.	M S	+ 0	0 +	+ 0	+ 0	0 0	0 0	0 0
Varanidæ : 1 masse ventrale et 1 masse dorsale, plus ou moins en contact latéralement. Un seul type cellulaire.	M	+	0	+	+	0	±	0
Helodermatidæ : 8 à 10 glandes ventrales mixtes et 4 glandes latéro-dorsales « séreuses ».	M S	+ 0	0 +	+ ±	0 0	0 0	± 0	+ 0
Amphisbaenidæ : 1 glande ventrale, 2 glandes dorsales allongées. Une seule catégorie cellulaire.	M	+	0	+	0			
Trogonophidæ : seulement 2 glandes dorsales allongées. Une seule catégorie cellulaire.	M	+	0	+	0			
Typhlopidæ et Leptotyphlopidæ : 1 glande ovoïde, à la base de la queue, atteignant l'extrémité dorsale du proctodaeum. Un seul type cellulaire.	?	0	+	+	0	+	+	0
Boidæ et Colubroidea : 2 glandes dorso-latérales, allongées de chaque côté du cloaque et atteignant l'intestin terminal. Un seul type cellulaire.	?	+	0	+	0	+	+	±

Source : MNHN, Paris

contraire, rares. Chez les Sauriens pourvus de deux types cellulaires, le second correspond à la classique description de la cellule « séreuse »; le produit de sécrétion se présente sous forme de grains arrondis, érythrophiles, souvent APS-positifs mais toujours dépourvus de mucopolysaccharides acides et, au contraire, riches en amino-acides décelables par les techniques utilisées ici. Chez les Boïdés et chez les Colubroidea, le seul type cellulaire des glandes cloacales contient un produit de sécrétion cyanophile, APS-positif, mais dépourvu de mucopolysaccharides acides et, au contraire, le plus souvent riche en amino-acides. Chez les Typhlopidés et Leptotyphlopidés, le produit de sécrétion présente les mêmes caractères histochimiques que chez les autres Serpents, mais il est formé de grosses granulations sphériques, très abondantes et fortement érythrophiles.

Dans les glandes cloacales pourvues des deux types cellulaires, ceux-ci peuvent être étroitement mélangés; juxtaposés dans certains cas (Xantusidés, Anniellidés, *Gerrhonotus*), ils sont superposés dans d'autres (Iguanidés). Lorsque les deux types cellulaires sont localisés, il existe une tendance très nette à la concentration des cellules « muqueuses » dans les glandes ventrales et des cellules « séreuses » dans les glandes dorsales ou latéro-dorsales. La séparation spatiale des deux types cellulaires n'est entièrement réalisée que chez les Gekkonidés et les Scincidés; chez les Lacertidés mâles, elle est beaucoup plus nette dans les glandes hypertrophiées de la période d'activité sexuelle que dans les glandes au repos.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Il résulte, en somme, des données exposées au chapitre précédent que le cloaque des Lépidosauriens représente un ensemble complexe de conduits, auquel sont annexées divers types de glandes. Nous envisagerons en priorité les problèmes difficiles que posent l'interprétation morphologique et la signification fonctionnelle du cloaque *sensu stricto*, puis celles des glandes cloacales et, en dernier lieu, les considérations générales qui se dégagent de cette étude, notamment en ce qui concerne les affinités phylogéniques des Lépidosauriens.

MORPHOLOGIE DU CLOAQUE

Comme le rappelle GERHARDT (1937), le terme « cloaque » au sens le plus général est utilisé par les zoologistes pour désigner une cavité où débouchent les conduits excréteurs d'au moins deux organes ou systèmes d'organes différents. Dans le cadre de l'anatomie des Vertébrés, le cloaque représente la cavité où débouchent d'une part l'intestin terminal, d'autre part les conduits urinaires et génitaux.

Nous avons déjà rappelé, dans l'introduction de ce travail, que la conception faisant du cloaque un caractère anatomique primitif des Vertébrés, n'était pas conforme à la réalité. En effet, comme le signale GERHARDT (1937), une structure correspondant à la définition donnée ci-dessus n'existe ni chez l'*Amphioxus*, ni chez l'ensemble des Agnathes, ni chez les Téléostéens. A côté des Élasmobranches et des Dipneustes, tous les Vertébrés Tétrapodes sont, au contraire, pourvus d'un cloaque et le cloisonnement de ce dernier, avec séparation complète des orifices digestifs et uro-génitaux, ne se fait que chez les Mammifères Euthériens, à un stade relativement tardif du développement embryonnaire.

S'il est facile d'aboutir à une définition univoque du cloaque, la signification morphologique de ses parties constitutives est beaucoup plus difficile à établir.

Pour les auteurs classiques, c'est la partie terminale de l'intestin qui représente l'élément constitutif essentiel du cloaque. Ils admettent, de façon plus ou moins explicite, que le cloaque définitif dérive d'un coprodaeum à la suite de deux modifications, dont la première est l'abouchement des conduits uro-génitaux, la deuxième l'établissement de la continuité avec une invagination ectodermique, le proctodaeum. Le corollaire fonctionnel de cette conception est que les fécès, l'urine et les produits génitaux traversent deux des trois chambres définies par GADOW (1887), à savoir l'urodaeum et le proctodaeum. GERHARDT souligne l'importance de ces trois fonc-

Source : MNHN, Paris

tions dans l'évolution et la différenciation morphologique du cloaque, en faisant remarquer que l'accumulation des fécès conduit à la différenciation du coprodaeum, que celle de l'urine retentit sur la structure de l'urodaeum et aboutit dans un grand nombre de cas à la différenciation d'une vessie, enfin que le développement des organes copulateurs, morphologiquement rattachés au cloaque, conditionne en partie la structure du proctodaeum.

Indépendamment des objections qui sont formulées ci-dessous, cette interprétation du cloaque doit être complétée, tout au moins en ce qui concerne les Lépidosauriens; en effet, les auteurs classiques ne semblent pas avoir tenu compte du retentissement, sur la morphologie de l'urodaeum, de la fonction reproductrice des femelles. Chez ces dernières, l'urodaeum est beaucoup plus développé que chez les mâles; il y a formation d'un sinus génital plus ou moins profond, bifide dans certains cas, où se loge l'hémipénis au moment de l'accouplement. L'individualité de ce segment de l'urodaeum est clairement illustrée par l'importance des modifications histologiques au cours du cycle reproducteur.

L'observation des animaux et l'examen histologique, pratiqué à des stades convenablement choisis du cycle digestif, démontrent l'inexactitude de la conception classique, voulant que les fécès traversent l'urodaeum et le proctodaeum. Le véritable mécanisme de la défécation est illustré par la figure 2 (pl. I); celle-ci montre clairement qu'au moment de l'évacuation des fécés, le sphincter anal est amené, par un jeu musculaire dont l'étude détaillée reste à faire, au ras du plagiotrème. Les fécès passent donc directement du coprodaeum au milieu extérieur.

Un mécanisme du même type préside à l'évacuation, dans le milieu ambiant, de l'urine; il n'en est pas moins vrai que cette dernière traverse l'urodaeum pour rejoindre le coprodaeum où elle est mélangée aux fécès, après une éventuelle période de stockage dans la vessie lorsque celle-ci existe.

A côté de la donnée anatomique qu'est la présence d'un sphincter anal, la structure de l'épithélium de revêtement incite à placer la limite postérieure de l'intestin au bord cranial de ce sphincter. En effet, ce niveau correspond à l'arrêt de l'épithélium intestinal et les différences de structure par rapport à l'épithélium urodéal ne plaident pas en faveur de l'interprétation classique, suivant laquelle la majeure partie de l'épithélium du cloaque devrait dériver de celui de l'intestin.

La description analytique illustre la difficulté d'une définition précise de la limite entre l'urodaeum et le proctodaeum. Le repli transversal mentionné dans les anciens travaux n'existe pas toujours; Gadow lui-même le reconnaît. Le passage de l'épithélium urodéal caractéristique au tégument est souvent très progressif; dans les cas où une limite nette peut être tracée, celle-ci se situe à des niveaux très variables suivant les espèces. Seule l'étude embryologique permettrait, dans un grand nombre de cas, une délimitation exacte de la partie ectodermique du cloaque.

Les particularités histologiques du revêtement épithélial du cloaque ont été envisagées à propos de l'exposé synthétique des résultats. Il y a lieu d'insister ici sur les caractères généraux de l'épithélium qui recouvre la partie terminale de l'intestin, ainsi que sur ceux de l'épithélium urodéal.

L'épithélium de l'intestin terminal est simple; on y rencontre des cellules prismatiques ainsi que, dans la plupart des cas, des cellules caliciformes. Ces dernières font toujours défaut dans l'épithélium urodéal

Source : MNHN, Paris

dont les cellules superficielles contiennent, certes, des mucopolysaccharides, sans être pourvus pour autant des caractères morphologiques de la cellule caliciforme. Fait essentiel, l'épithélium urodéal est toujours stratifié, cette stratification pouvant aller jusqu'à conférer aux couches profondes un caractère pavimenteux. Contrairement à l'épithélium intestinal, toutes les cellules de surface de l'épithélium urodéal sécrètent des mucopolysaccharides moyennement acides, décelables à la fois par la réaction à l'acide periodique-Schiff et par la coloration au bleu alcian.

Parmi les spécialisations régionales de l'épithélium urodéal des mâles, il n'y a lieu de rappeler que la présence de cellules ciliées dans la vessie des espèces où cet organe est bien développé. Chez les femelles, trois régions sont à distinguer dans l'épithélium urodéal, à savoir : une zone ventrale et postérieure, à épithélium mince et pauvre en mucopolysaccharides, la région anale, comparable à la précédente mais plus riche en sécrétions muqueuses, enfin une zone dorsale, souvent prolongée dans le sens rostral par un sinus génital plus ou moins profond. Cette dernière zone subit seule, au cours du cycle reproducteur, des modifications de structure qui ont été décrites.

GLANDES CLOACALES

Deux types de glandes sont annexées au cloaque; les unes, les glandes urodéales, représentent de simples cryptes épithéliales, alors que les autres, les glandes cloacales, atteignent dans certains cas le degré d'évolution le plus élevé d'un territoire glandulaire, la glande anatomiquement définie et monostomatique.

La comparaison anatomique des différents types de glandes cloacales fait apparaître une tendance évolutive comparable à celle qui existe dans bien d'autres cas; en effet, le groupement en unités anatomiquement individualisées, la différenciation de canaux excréteurs dont la structure est différente de celle des tubes glandulaires et la réduction du nombre des collecteurs principaux, vont de pair. Des tubes glandulaires simples, indépendants les uns des autres, existent chez *Sphenodon*, chez les Xantusidés et chez les Chamaeléonidés; ces tubes sont dépourvus de conduits excréteurs à revêtement épithélial différent de celui de la partie sécrétrice. Chez les femelles d'un grand nombre d'autres Sauriens, les glandes cloacales sont représentées par des tubes indépendants les uns des autres, mais ramifiés et pourvus de conduits excréteurs dont la différenciation est indiquée. Il y a lieu d'insister sur le fait que les glandes cloacales sont beaucoup plus développées chez les mâles des mêmes espèces et atteignent, dans un certain nombre de cas, le stade de la glande anatomiquement individualisée et polystomatique. Un plus grand développement chez les mâles existe également chez les Boïdés et les Colubroidea, mais dans les deux sexes les glandes cloacales sont monostomatiques. Cette différenciation sexuelle fait défaut chez *Hoplodactylus pacificus*, seul Gekkonidé vivipare étudié ici, ainsi que chez l'ensemble des Lépidosauriens fouisseurs (Feylinidés, Anniellidés, Amphisbaenidés, Trogonophidés, Typhlopidés). Chez les Typhlopidés et Leptotyphlopidés, la concentration des glandes cloacales atteint son degré le plus élevé, les glandes droites et gauches étant coalescentes

Source : MNHN, Paris

sur la ligne médiane, entourées d'une capsule conjonctive commune et pourvues d'un seul collecteur principal, impair et médian.

Du point de vue histologique, l'élaboration d'un produit de sécrétion où dominent les constituants glucidiques semble être la modalité fondamentale dans les glandes cloacales des Lépidosauriens. En effet, des cellules muqueuses au sens classique du terme peuvent former, à elles seules, le revêtement épithélial des tubes glandulaires. Leurs caractères histologiques généraux et leurs particularités histochimiques ne posent aucun problème et nos données permettent d'affirmer la richesse en mucopolysaccharides acides du produit élaboré par ces cellules. Chez un certain nombre d'espèces, le produit de sécrétion des cellules « muqueuses » ne semble pas contenir de mucopolysaccharides acides en quantité supérieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici, mais d'autres réactions histochimiques des glucides donnent, dans ces cas, des résultats fortement positifs; il y a donc lieu d'admettre, dans ces cellules, la présence de mucopolysaccharides neutres ou de glycoprotéines au sens large du terme. Les techniques histochimiques actuelles ne permettent pas une discrimination sûre entre ces composés.

Il résulte des tableaux II et III que les protides sont également bien représentés dans le produit de sécrétion des glandes cloacales, particulièrement chez les Ophidiens et dans les cellules « séreuses » des glandes cloacales des Scincomorpha. Il s'agit là d'une constatation banale dans les glandes exocrines des Vertébrés qui n'appelle aucun commentaire particulier.

Nos constatations, purement statiques, n'apportent évidemment pas les éléments d'une étude détaillée du cycle sécrétoire des catégories cellulaires qui forment les glandes cloacales. Il n'en est pas moins vrai que l'examen des préparations incite à admettre un fonctionnement suivant le mode mérocrine classique, puisque nous n'avons recueilli aucun indice en faveur d'une sécrétion apocrine ou holocrine.

Il va de soi que toute tentative d'interprétation physiologique des glandes cloacales des Lépidosauriens se heurte, dans l'état actuel de nos connaissances, à de graves difficultés. Nous ne disposons d'aucune donnée biochimique concernant le produit de sécrétion; le grand développement de ces glandes à la période de reproduction est, certes, connu, mais on ignore leur comportement au moment de l'accouplement. Un rapport de ces organes avec la fonction génitale paraît donc probable, mais l'ancien terme « prostate » employé pour les désigner dépasse nettement les données positives dont on dispose et c'est la raison pour laquelle nous n'en usons pas. Il ne faut pas perdre de vue que les spermatozoïdes sont, dès le canal déférent, enrobés par le produit de sécrétion de l'épididyme dont le rôle trophique paraît certain; il s'y ajoute probablement, à un stade indéterminé, le produit de sécrétion du segment sexuel du rein, le développement relatif de ce dernier suivant les espèces étant sans rapport avec le développement relatif des glandes cloacales. Les trois produits de sécrétion pourraient, *a priori*, intervenir dans la nutrition des spermatozoïdes. A côté de ce rôle trophique possible du produit de sécrétion des glandes cloacales, il paraît légitime d'envisager l'hypothèse de sa fonction mécanique. Il pourrait, en effet, servir de lubrifiant au moment de l'accouplement et faciliter, en outre, le déplacement des spermatozoïdes vers les voies génitales femelles.

Source : MNHN, Paris

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La comparaison du cloaque des Lépidosauriens avec celui des autres Amniotes fait apparaître une ressemblance incontestable avec la disposition anatomique connue chez les Crocodiles et les Oiseaux, à savoir la position dorsale par rapport à l'intestin des orifices génitaux et urinaires. Cet emplacement est donc valable pour l'ensemble des Sauropsidés, à l'exception des Anapsides; chez ces derniers et chez les Mammifères, les orifices urinaires et génitaux sont, au contraire, ventraux par rapport à l'intestin terminal.

Chez les mâles, le canal déférent et l'uretère débouchent toujours au sommet d'une papille uro-génitale située dans la région dorsale de l'urodaeum. Cette uniformité fait défaut chez les femelles; dans la plupart des cas, il existe un tubercule génital, terminant l'oviducte, à des emplacements variables des zones moyennes ou craniales de l'urodaeum dorsal, et une papille urinaire où débouchent le canal de Wolff et l'uretère, dans la région caudale de l'urodaeum dorsal. Toutefois, l'orifice de l'uretère peut parfois se situer à la base, ou même à proximité du sommet du tubercule génital. Dans ce cas, réalisé chez *Sphenodon*, le dimorphisme sexuel est particulièrement faible, puisque les deux sexes sont pourvus d'un « tubercule uro-génital » unique. Chez les autres Lépidosauriens examinés, le développement plus important de la partie dorsale de l'urodaeum, pouvant aller jusqu'à la formation d'un véritable sinus génital, introduit une différence sexuelle importante dans la constitution du cloaque. Une autre différence sexuelle est représentée par l'hypertrophie saisonnière de l'épithélium du sinus génital et par la fréquence, chez les femelles, des glandes urodéales qui n'existent pas chez les mâles des espèces correspondantes. Au contraire, les glandes cloacales sont plus développées chez les mâles que chez les femelles et il en est de même de la glande « sébacée » de *Sphenodon*.

Bien que l'étude des réceptacles séminaux sorte partiellement du cadre de ce travail, il y a lieu de rappeler brièvement les données acquises à ce sujet. Chez la majorité des Lépidosauriens, les spermatozoïdes sont stockés, pendant une période allant de quelques semaines à plus d'un an, dans la lumière du tube vaginal. Ils gagnent la trompe quelque temps avant l'ovulation et, chez tous les Serpents mais eux seuls, s'y logent dans des réceptacles séminaux particuliers (Fox, 1956; Saint Girons, 1957). Chez quelques Sauriens, le stockage des spermatozoïdes s'effectue dans des conditions différentes de celles qui viennent d'être décrites. Chez les Chamaeléonidés et les Iguanidés du genre *Anolis*, il existe de véritables réceptacles séminaux, sous forme de tubes en doigt de gant qui s'enfoncent dans le chorion du tube vaginal (Saint Girons, 1962; Fox, 1963.). D'autre part, chez les Lacertidés et de nombreux Iguanidés, nous avons trouvé un grand nombre de spermatozoïdes, non plus dans la lumière du tube vaginal, mais dans une expansion aplatie de la région utéro-vaginale qui entoure plus ou moins l'intestin, juste en avant du cloaque. Dans tous les cas, la présence de spermatozoïdes dans le cloaque des femelles est très brève et on ne les y trouve en abondance notable qu'immédiatement après l'accouplement.

Source : MNHN, Paris

On sait la quasi-impossibilité qu'il y a à superposer la phylogénèse d'un groupe animal quelconque et l'évolution, au sein de ce groupe, d'un seul caractère anatomique. Le cloaque des Lépidosauriens n'échappe pas à cette règle et l'apport de son étude à la phylogénèse est réduit.

Les particularités anatomiques du cloaque de *Sphenodon punctatus*, connues de longue date et confirmées récemment grâce à l'étude histologique (Gabe et Saint Girons, 1964), soulignent la position particulière de cette espèce. Contrairement à ce qui se passe chez tous les autres Lépidosauriens, les hémipénis font défaut chez *Sphenodon*. L'étude comparée du cloaque dans les deux sexes conduit à insister sur le très faible dimorphisme sexuel. En effet, ce dernier est représenté surtout par un plus grand développement des glandes « sébacées » chez le mâle.

Chez les Squamata, les rapports entre la position systématique et la morphologie du cloaque ne sont pas toujours évidents. Le développement du sinus génital des femelles, notamment, est très variable au sein d'une même famille; il convient toutefois d'insister sur la position latérale ou ventrale, par rapport au sinus génital, du tubercule génital de tous les Anguimorpha examinés ici. D'autre part, l'absence de l'oviducte gauche et du tubercule génital correspondant est bien connue chez les Thyphlopidés et les Leptotyphlopidés.

Les glandes intracloacales permettent de diviser les Lépidosauriens en 4 groupes : les Rhynchocéphales, avec 2 glandes « sébacées » caractéristiques; les Sauriens, avec des glandes cloacales formées soit de tubes dispersés, soit d'amas glandulaires polystomatiques; les Boidés et les Colubroidea, pourvus de 2 glandes allongées, monostomatiques; enfin les Typhlopidés et les Leptotyphlopidés qui ne possèdent qu'une glande impaire et médiane, nonostomatique et située à la base de la queue.

Malgré d'importantes différences spécifiques et parfois même individuelles, l'homogénéité des Colubroidea ressort clairement de l'étude du cloaque. En particulier, le revêtement épithélial de l'urodaeum dorsal présente toujours plusieurs zones différentes dont on ne retrouve pas l'équivalent chez les autres Lépidosauriens.

D'autre part, il convient d'insister sur la convergence morphologique et fonctionnelle du sinus génital chez les Chamaeléonidés et chez les Iguanidés du genre *Anolis*. Dans les deux cas, l'urodaeum dorsal se divise en 2 cornes allongées au fond desquelles se trouve le tubercule génital. De plus, il existe dans la paroi du tube vaginal des réceptacles séminaux, inconnus chez les autres Lépidosauriens, tout au moins dans l'état actuel de nos connaissances.

En conclusion, l'apport de la connaissance du cloaque à la phylogénie des Lépidosauriens est réduit et peut se résumer en quelques phrases. Il confirme la position particulière des Rhynchocéphales, ainsi que l'homogénéité des Colubroidea et, à un moindre degré, des Anguimorpha. Il existe d'indiscutables phénomènes de convergence entre les Typhlopidés et les Leptotyphlopidés (mais non avec les Sauriens fouisseurs), ainsi qu'entre les Chamaeleonidés et les Iguanidés du genre *Anolis*.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

LES GLANDES ÉPIDERMOÏDES

INTRODUCTION

La rareté, voire l'absence, de glandes cutanées chez les Reptiles est une notion très généralement admise qui figure non seulement dans la plupart des manuels de Zoologie, mais jusque dans certaines diagnoses. Un petit nombre de formations glandulaires annexées au tégument ont, toutefois, été décrites chez les représentants de cette classe. La mise au point de Von Eggeling (1931) fait état, à côté de glandes cutanées chez les Chéloniens et les Crocodiliens, au sujet desquelles nous n'avons pas à nous étendre ici, de formations particulières désignées sous le nom de glandes épidermoïdes et représentées uniquement chez les Sauriens; sous ce nom sont groupées les glandes fémorales (organes folliculaires), d'une part, les écailles glandulaires (organes papillaires) des Agamidés, d'autre part. Le dépouillement des publications spécialisées apporte, en outre, des notions sommaires sur d'autres glandes annexées au tégument des Lépidosauriens, glandes dont certaines étaient inconnues au moment où Von Eggeling rédigeait son travail, alors que pour d'autres la véritable signification n'apparait qu'à l'examen histologique.

Les glandes fémorales des Sauriens, improprement désignées sous le nom de pores fémoraux — appellation qui doit être réservée à leurs orifices — semblent avoir été entrevues par Linné (1768) et ont été correctement interprétées par Duvernoy (1768). Étudiées du point de vue anatomique par un certain nombre d'auteurs du XIX^e^ siècle (voir Félizet, 1911, pour la bibliographie), ces organes ont été examinés pour la première fois du point de vue histologique par Leydig (1872) qui reconnaît leur sécrétion holocrine et opère un rapprochement entre le fonctionnement de ces glandes d'une part, l'évolution normale de la cellule épidermique, d'autre part. En effet, le produit de sécrétion de ces glandes résulterait de la kératinisation des cellules de la couche basale et contiendrait, en outre, un peu de graisse. Aussi, Leydig discute-t-il des relations phylogéniques entre ces formations et les glandes sébacées des Mammifères. Parmi les auteurs postérieurs à cette date, certains confirment l'interprétation de Leydig (Batelli, 1880; Braun, 1890; Maurer, 1895;

Source : MNHN, Paris

Schaefer, 1902; Tölg, 1905; Félizet, 1911; Von Eggeling, 1914; Abraham, 1930; Tokura, 1933; Eggert, 1935 *a* et *b*, 1936). D'autres, bien plus rares (Hayeck, 1893; Cohn, 1904) estiment que le produit de sécrétion des glandes fémorales serait de nature muqueuse. Signalons tout de suite que cette deuxième interprétation n'est admise par aucun auteur moderne.

De ces glandes, situées sur la face médiale de la cuisse, doivent être rapprochées des formations morphologiquement comparables, connues des systématiciens qui ont décrit, chez des Amphisbéniens et divers Sauriens, leurs orifices sous les noms de pores préanaux et pores anaux. Les glandes en question ne semblent pas avoir fait l'objet d'études histologiques.

Des « écailles glandulaires » (organes papillaires) ont été décrites chez les Agamidés mâles par Tölg (1905). Cet auteur signale que chaque papille comporte, à côté d'une couche germinative identique à celle de l'épiderme, un grand nombre de strates cellulaires caractérisées par une kératinisation incomplète, si bien que les cellules conservent un profil fusiforme même dans les couches les plus superficielles. Le *stratum corneum* du tégument est souvent interrompu au centre de la papille. Taylor et Leonard (1956) reconnaissent, chez les Gekkonidés, des écailles glandulaires de même structure que chez les Agamidés, mais moins différenciées.

Haas (1932), Aota (1940) décrivent, sous les écailles céphaliques des Typhlopidés, des structures glandulaires formées de cellules dont la couche profonde est en continuité avec le *stratum basale* de l'épiderme, les couches superficielles étant faites d'éléments qui subissent une dégénérescence holocrine; les caractères du produit de sécrétion ne semblent pas avoir été étudiés.

Les glandes nuchales des Serpents, découvertes par Nakamura (1935) chez *Natrix tigrina* et retrouvées anatomiquement chez d'autres Colubridés indo-malais, sont peut-être à rapprocher des glandes cutanées des Typhlopidés; leur développement est beaucoup plus considérable et il s'agit, d'après Nakamura, de glandes holocrines polyptiches au sens de Schaffer; ces organes, que nous n'avons pas pu examiner, restent en dehors de notre travail.

A côté des glandes qui viennent d'être passées en revue et dont les connexions avec le tégument sont évidentes, d'autres formations doivent être mentionnées ici, en raison de leurs caractères histologiques.

Des glandes paires et symétriques, globuleuses, ont été décrites de part et d'autre du proctodaeum, chez les individus des deux sexes de *Sphenodon punctatus*. Ces glandes, dont les conduits excréteurs débouchent à proximité immédiate de l'orifice cloacal, ont été considérées par Osawa (1897), à qui est due leur découverte, comme étant de type sébacé. L'étude de ces organes au moyen des techniques histologiques modernes conduit à une interprétation différente de celle qui vient d'être évoquée (Gabe et Saint Girons, 1964).

On connaît de longue date l'existence, chez les Ophidiens des deux sexes, de glandes anales. Il s'agit de formations tubuleuses qui pénètrent plus ou moins profondément dans les tissus sous-cutanés de la racine de la queue; le rejet subit du produit de sécrétion qui remplit entièrement la lumière des tubes survient, chez de nombreux Colubridés, lorsque l'animal est molesté; en raison de l'odeur nauséabonde du produit de sécrétion, ce rejet à été considéré par certains auteurs comme une réaction de défense.

Source : MNHN, Paris

Des travaux anatomiques récents (Guibé, 1948; Robb, 1960) mentionnent, chez les Typhlopidés, des formations rétrocloacales à orifice d'abouchement très proche de celui des glandes anales des Ophidiens, mais dont le corps glandulaire s'étend, le long du cloaque, dans le sens cranial.

Il résulte de cette revue très succincte des notions actuellement acquises, que la plupart des glandes cutanées des Reptiles n'ont pas été étudiées au moyen des techniques histologiques modernes. De ce fait, la comparaison des structures en question et des glandes cutanées des autres Vertébrés tétrapodes est rendue difficile, les arguments des phylogénistes étant tirés de travaux anciens ou sommaires. Nous manquons, par ailleurs, d'informations quant aux caractères histochimiques des produits sécrétés par les différents types de glandes cutanées et le mode d'élaboration du produit de sécrétion ne semble avoir été étudié que dans le cas des glandes fémorales.

Ces considérations devaient donc conduire à étudier, dans le cadre de ce travail, les glandes cutanées juxta-cloacales. A côté de formations glandulaires mentionnées ci-dessus, notre étude porte sur d'autres glandes cutanées, non encore décrites dans les publications qui nous ont été accessibles.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les circonstances d'exécution de ce travail en expliquent le caractère fragmentaire. Les espèces et les organes examinés figurent dans le tableau IV.

TABLEAU IV. — **Liste des espèces et des glandes épidermoïdes juxta-cloacales étudiées.**

Sphenodontidæ	*Sphenodon punctatus*	Glandes « sébacées ».
Gekkonidæ	*Coleonyx variegatus*	Glandes préanales.
	Oedura lesueri	Écailles glandulaires.
	Tarentola mauritanica	Glandes fémorales.
		Écailles glandulaires.
Pygopodidæ	*Lialis burtonis*	Glandes préanales.
Agamidæ	*Agama inermis*	Organe folliculaire.
Scincidæ	*Scincus officinalis*	Replis épidermiques glandulaires.
	Lygosoma laeniolata	Replis épidermiques glandulaires.
	Lygosoma sp.	Replis épidermiques glandulaires.
	Leiolopisma zelandica	Replis épidermiques glandulaires.
	Leiolopisma rhomboidalis	Replis épidermiques glandulaires.
Feylinidæ	*Feylinia currori*	Replis épidermiques glandulaires.
Lacertidæ	*Lacerta muralis*	Glandes fémorales.
Anguidæ	*Gerrhonotus multicarinatus*	Invagination margino-cloacale.
Varanidæ	*Varanus griseus*	Tégument margino-cloacal.
Anniellidæ	*Anniella pulchra*	Replis épidermiques glandulaires.
Amphisbaenidæ	*Blanus cinereus*	Glandes préanales.
Typhlopidæ	*Typhlops punctatus*	Épaississement épidermique lenticulaire et glandes anales.
	Typhlops vermicularis et *Typhlops* sp.	Épaississement épidermique lenticulaire et glandes anales.
Leptotyphlopidæ	*Leptotyphlops dulcis*	Glandes margino-cloacales.
		Glandes anales.
Boidæ	*Morelia spilotes*	Glandes anales.
	Eryx jaculus	Glandes anales.
Colubridæ	*Macroprotodon cucullatus*	Glandes anales.
	Natrix maura	Glandes anales.
	Coronella austriaca	Glandes anales.
Elapidæ	*Bungarus fasciatus*	Glandes anales.
Viperidæ	*Vipera aspis*	Glandes anales.
	Atractaspis sp.	Glandes anales.

La plupart des pièces n'ont été fixées que par le liquide de Halmi, l'opportunité d'une étude des glandes cutanées s'étant imposée à notre esprit en cours de travail. Les techniques qui leur ont été appliquées ont déjà été décrites.

Source : MNHN, Paris

Seules les glandes fémorales de *Lacerta muralis* et les glandes anales de *Natrix maura*, ont été fixées par le formaldéhyde-calcium de Baker, puis débitées au microtome à congélation. Parmi les techniques de mise en évidence des lipides, nous avons utilisé celle au bleu BZL, avec coloration de fond par la laque aluminique de rouge nucléaire solide, ainsi que la réaction de Lorrain-Smith au bleu de Nil. Des coupes à la congélation, montées avec ou sans coloration, ont été examinées en lumière polarisée.

La détection des protides sulfhydrilés par la méthode au 2,2-dihydroxy- 6,6'-disulfure de dinaphtyle (DDD), suivant Barnett et Seligman (1952), n'a pu être appliquée qu'aux glandes fémorales de *Tarentola mauritanica*.

Source : MNHN, Paris

RÉSULTATS

L'étude histologique montre que la genèse du produit de sécrétion dans toutes les glandes cutanées étudiées ici, permet de retrouver les potentialités évolutives de la cellule épidermique. Dans tous les cas, les cellules indifféreneiées qui se trouvent au début du cycle sécrétoire sont, morphologiquement, très proches de la cellule du *stratum basale*. Leur évolution au eours du eycle sécrétoire se fait suivant le mode holocrine. Les particularités cytologiques et histochimiques présentent une indiscutable homogénéité, d'où la possibilité d'en donner une description d'ensemble. L'anatomie des glandes en question est, au contraire, très diverse. Nous sommes donc amenés à décrire successivement les principaux types d'organes épidermoïdes, en adoptant un classement en séries de complexité croissante.

ANATOMIE MICROSCOPIQUE

L'une des deux séries mentionnées ci-dessus est représentée par des organes qui dérivent plus ou moins directement d'épaississements lenticulaires situés sur la face dorsale d'une écaille. La plus simple de ces dispositions existe chez les Typhlopidés. A ces épaississements, se rattachent sans difficulté les écailles glandulaires de certains Gekkonidés. Les organes papillaires des Agamidés représentent des formations du même type, mais plus complexes. Les termes ultimes de cette série pourraient être représentés par des glandes de *Leptotyphlops* que nous proposons d'appeler margino-cloacales et par les glandes dites sébacées du cloaque de *Sphenodon*.

Le point de départ d'une autre série correspondre à des groupes cellulaires situés au fond de replis du tégument chez des Feylinidés et Anniellidés. L'accentuation de ce processus de sécrétion holocrine conduit aux invaginations pré anales du tégument chez certains Gekkonidés *(Coleonyx)*. Les glandes fémorales (folliculaires) de nombreux Sauriens, ainsi que les glandes préanales semblent dériver du type précédent à la suite d'un développement considérable de la zone glandulaire qui s'enfonce en profondeur et devient lobulée.

Il est difficile de rattacher les glandes anales des Ophidiens à l'une plutôt qu'à l'autre des deux séries mentionnées ci-dessus; c'est pourtant de la deuxième que les rapproche la structure de leur paroi, voisine de celle de l'épiderme normal. Les invaginations épidermiques margino-cloacales de *Gerrhonotus multicarinatus* possèdent certains de leurs caractères histologiques et pourraient représenter un stade initial de leur différeneiation;

Source : MNHN, Paris

en l'absence d'autres formes de transition, il serait évidemment prématuré de vouloir en faire une série évolutive. L'identification précise des territoires dont dérivent, au cours de l'ontogenèse, les deux types de formation présenterait, bien entendu, un certain intérêt.

Épaississements épidermiques lenticulaires.

Nous proposons de désigner sous ce nom des épaississements localisés de l'épiderme qui existent chez les Typhlopidés, Squamata fouisseurs à écailles imbriquées; on rencontre des formations à la face dorsale des écailles, assez près de la base pour qu'elles soient recouvertes par l'écaille précédente. Ces structures n'existent pas chez les Leptotyphlopidés, ni chez les Feylinidés; chez quelques Anguimorpha *(Anniella pulchra, Ophisaurus koellikeri)* nous n'avons constaté qu'un épaississement diffus de l'épiderme dans la région située immédiatement en arrière du cloaque.

Les épaississements épidermiques lenticulaires de *Typhlops* recouvrent le tiers ou la moitié antérieure de l'écaille (fig. 59 et 60); ils s'arrêtent à une petite distance du repli épidermique qui marque le début de cette dernière; chaque épaississement est entièrement recouvert par l'écaille précédente. Leur épaisseur atteint quatre fois celle de l'épiderme banal, tout au moins en ce qui concerne les strates non kératinisées (80 μ environ contre 20 μ). La couche cellulaire sus-jacente au derme a tous les caractères du *stratum basale* de l'épiderme banal. Elle est constituée de cellules prismatiques, hautes de 8 à 10 μ, pourvues de noyaux sphériques et centraux, à chromatine disposée en mottes clairsemées. Des radicules existent au pôle basal de ces éléments. Les tonofibrilles sont aussi nettes que dans l'épiderme voisin. Au-dessus de cette couche se trouvent une à deux assises decellules polyédriques dont certains caractères rappellent ceux des éléments du *stratum spinosum (dentatum)*. En effet, les dimensions sont du même ordre et les noyaux ne présentent rien de particulier. Mais on ne rencontre ni le classique réseau tonofibrillaire, ni les ponts intercellulaires caractéristiques de cette couche épidermique et les cytoplasmes ont une structure granuleuse. La taille des cellules augmente nettement en allant vers la surface; certains cytoplasmes prennent un aspect très clair, d'autres restent granuleux et les images de pycnoses nucléaires ne sont pas rares. Une disposition qui évoque le *stratum intermedium (granulosum)* de l'épiderme est ébauchée à la surface de cette zone; en effet, le grand axe des cellules et celui des noyaux deviennent parallèles à la surface du tégument. Au-dessus de cette strate se trouve un feutrage constitué de cellules en dégénérescence dont les cytoplasmes contiennent des structures filamenteuses fortement acidophiles. En surface, la formation est recouverte d'un *stratum corneum* beaucoup plus mince que celui de la partie libre de l'écaille.

Écailles glandulaires.

Décrites pour la première fois par Grant (1931) chez diverses espèces de *Sphaerodactylus* sous le nom « d'écailles en écusson », ces structures ont été sommairement étudiées par Noble et Klingel (1932); Taylor et Leonard en ont donné récemment une description plus détaillée. Toutes ces données se rapportent à des Gekkonidés et c'est également

Source : MNHN, Paris

chez des membres de cette famille (*Oedura lesueri*, *Tarentola mauritanica*) que nous avons pu obtenir les données exposées ci-dessous.

Les écailles glandulaires examinées chez *Oedura lesueri* siègent dans la région préanale (fig. 61 et 62); celles que nous avons étudiées chez *Tarentola mauritanica* sont placées à proximité immédiate des pores fémoraux (fig. 63 à 67). Dans les deux cas, le coussinet de tissu glandulaire recouvre toute la surface de l'écaille, en se substituant à l'épiderme normal. Le derme sous-jacent est un peu plus lâche que dans les régions correspondant au tégument banal, mais il contient le nombre habituel de mélanophores dendritiques. Une membrane dermique dont la structure ne présente rien de particulier porte une couche basale, faite de cellules prismatiques à noyaux sphériques, centraux et clairs. La hauteur moyenne des cellules est de 12 μ; on y rencontre une striation parallèle au grand axe et représentant des tonofibrilles. Cette assise de cellules qui correspond au *stratum basale* de l'épiderme normal est surmontée de quelques couches de cellules polyédriques et assez petites, dont la taille et la forme rappellent celles des éléments du *stratum spinosum* mais qui ne montrent ni tonofibrilles ni ponts intercellulaires. Ces éléments sont surmontés d'un important massif de cellules beaucoup plus volumineuses, les deux premières assises étant parfois aplaties chez *Oedura lesueri*, alors que toutes les cellules sont polyédriques chez *Tarentola mauritanica*. Les noyaux des cellules qui forment cette couche glandulaire sont soit sphériques, centraux et à chromatine disposée en mottes régulières, soit plus souvent à des stades divers de la pycnose, notamment dans les zones superficielles. Les cytoplasmes sont clairs et soit réticulés, soit pourvus de structures filamenteuses, faiblement acidophiles. Les assises toutes supérieures sont aplaties, mais leur hauteur reste supérieure à celle des éléments du *stratum intermédium* normal. Le coussinet est recouvert d'un *stratum corneum* qui ne présente chez *Oedura lesueri*, aucune particularité, alors qu'il porte, chez l'individu de *Tarentola mauritanica* que nous avons pu examiner, une dépression en forme de cupule, remplie d'un feutrage au sein duquel on parvient à identifier des restes de cellules. L'ensemble des données relatives à l'évolution du tégument des Reptiles au cours du cycle de mue (voir Lange, 1931; Eggert, 1935 *a* et *b*, 1936; Goslan, 1958, 1964, pour la bibliographie) conduit à assimiler ce feutrage au vestige de la génération épidermique précédente.

Organes papillaires.

Signalés par Boulenger (1885), ces organes ont été minutieusement étudiés par Tölg (1905) chez *Agama inermis*. A côté de précisions sur leur emplacement et leur forme, chez divers Agamidés, le travail de Tölg apporte une excellente description de leur anatomie microscopique chez l'espèce mentionnée. Grâce à l'étude comparée de tous les organes papillaires présents chez un même individu, Tölg insiste sur les rapports étroits entre l'évolution de ces organes et celle de l'épiderme banal. Dans les papilles latérales, les moins développées, on rencontre au-dessus d'une couche basale cubique, un nombre de cellules granuleuses supérieur à celui du *stratum spinosum* de l'épiderme. Dans les papilles parvenues au terme de leur évolution, le *stratum corneum* s'arrête au bord de la formation en délimitant un orifice à travers lequel fait saillie un massif de cellules granuleuses incomplètement kératinisées.

Source : MNHN, Paris

Les résultats de notre propre étude, faite chez *Agama inermis*, confirment la description de Tölg (pl. IX). Les organes papillaires occupent toute la face supérieure d'une rangée d'écailles placées en une ligne perpendiculaire au grand axe du corps, antérieurement par rapport à l'orifice cloacal. Les coupes transversales montrent que le tissu glandulaire occupe toute l'étendue de l'écaille, en se substituant entièrement à l'épiderme normal. Sa base est très légèrement découpée en lobules par des cloisons conjonctives venues du derme sous-jacent et accompagnées de capillaires sanguins.

La couche germinative, faite de cellules cubiques ou prismatiques hautes de 10 à 12 µ environ, à noyaux sphériques ou ovoïdes, assez clairs, est surmontée d'un grand nombre d'assises cellulaires, composées d'éléments polyédriques ou ovoïdes dont le grand diamètre, orienté parallèlement à la surface du tégument, peut atteindre 20 µ, le petit diamètre allant de 8 à 12 µ. Dans l'ensemble, les éléments ovoïdes dominent dans les assises inférieures de cette couche, les éléments nettement aplatis dans les assises supérieures. Les noyaux, sphériques et clairs dans certaines cellules, sont plissés, denses, presque pycnotiques dans d'autres. La plupart de ces cellules contiennent un produit de sécrétion sous forme de grosses granulations cyanophiles; certaines sont fortement vacuolisées, l'état pycnotique du noyau et la vacuolisation coïncidant très souvent; des éléments de ce type n'existent que dans les assises inférieures, proches de la couche basale. Dans l'ensemble, le nombre des granulations contenues au sein des cytoplasmes augmente régulièrement depuis l'assise cellulaire située au contact de la couche germinative jusqu'aux strates les plus supérieures; des formes de transition entre la cellule germinative et la cellule granuleuse sont très rares.

Le tiers ou le quart supérieur de l'organe papillaire est occupé par une masse de cellules dont les caractères diffèrent essentiellement de ceux de la couche granuleuse. Il s'agit, en effet, de cellules très aplaties dont le petit diamètre n'atteint pas 5 µ, le grand diamètre étant supérieur à 20 µ. Les noyaux sont pycnotiques ou indiscernables; des restes cytoplasmiques pourvus de granulations cyanophiles existent encore dans certains éléments, alors que dans la plupart d'entre eux l'ensemble du corps cellulaire est transformé en une masse homogène et fortement érythrophile. Ces caractères des cellules confèrent à l'ensemble de la masse un aspect lamellaire. Le passage de la couche granuleuse à celle qui vient d'être décrite se fait avec une brusquerie qui n'a pas manqué de frapper Tölg. Il n'existe pour ainsi dire pas de formes de transition et la limite entre les deux couches peut être tracée à une cellule près.

Glandes margino-cloacales.

Nous désignons sous ce nom des formations glandulaires qui siègent sur le rebord postérieur de l'orifice cloacal et dont nous n'avons pas trouvé mention dans les publications qui nous ont été accessibles. L'écaille anale les recouvre entièrement chez l'animal au repos. Parmi les Lépidosauriens examinés, seuls les Leptotyphlopidés sont pourvus de glandes de ce type.

La glande margino-cloacale de *Leptotyphlops dulcis* est piriforme, profondément enfoncée dans le derme (fig. 78 à 81); le sommet de l'organe affleure à la surface du tégument. Son grand diamètre est de l'ordre de 5 mm, la hauteur atteint 3 mm environ. L'examen des coupes montre que

Source : MNHN, Paris

l'organe est divisé en lobules par des cloisons conjonctives venues du derme. Ce découpage est plus ou moins marqué suivant les individus et peut aller jusqu'à la subdivision de l'organe en unités anatomiquement indépendantes.

La partie basale de chaque lobule est occupée par une assise de cellules cubiques, mesurant en moyenne 7 μ de hauteur. Les éléments en question sont pourvus de noyaux sphériques, d'un diamètre moyen de 5 μ, à chromatine disposée en mottes anguleuses bien individualisées. On rencontre, dès cette couche, des noyaux au contour irrégulier, voire des noyaux pycnotiques. Les cytoplasmes de ces éléments sont peu abondants et ne contiennent aucun produit de sécrétion décelable par les techniques mises en œuvre ici.

Dans la plupart des cas, cette couche basale est directement surmontée d'un massif important de cellules polyédriques, à caractères morphologiques nettement différents. Les quelques zones où la couche basale paraît double pourraient correspondre á des coupes obliques. Les cellules polyédriques mesurent en moyenne 5 × 10 μ dans les couches profondes, 12 × 20 μ dans les couches plus superficielles; leur plus grand axe est parallèle á la couche basale. Les noyaux de ces cellules mesurent en moyenne 5 × 6 μ dans les couches profondes, 4,5 × 8 μ dans les couches superficielles; il existe, dans toute l'étendue du massif cellulaire, un nombre non négligeable d'éléments dont les noyaux sont plissés, voir pycnotiques. Les cytoplasmes des cellules polyédriques sont faiblement acidophiles et contiennent un nombre assez élevé de grains de sécrétion très petits, nettement séparés les uns des autres et plus acidophiles que le hyaloplasme. L'abondance de ces grains, faible au contact de la couche basale et du produit de sécrétion central, est la plus forte dans la zone moyenne du massif de cellules polyédriques. Il n'existe ni tonofibrilles, ni ponts intercellulaires. Les limites des cellules sont d'une étonnante netteté; l'ensemble de la couche rappelle de très près l'aspect d'un parenchyme végétal et l'examen des préparations fait penser à l'existence de nombreux canalicules intercellulaires.

Le centre de chaque lobule est occupé par une masse assez lâche de produit de sécrétion; un réseau aux mailles moyennent serrées représente les vestiges des limites cellulaires. Toute trace de noyaux a disparu, mais on reconnaît, dans les mailles du réseau, des granules acidophiles comparables à ceux qui existent dans les cellules polyédriques. Ces masses de produit de sécrétion restent individualisées jusqu'à leur émergence à l'orifice de la glande, même dans les cas où le cloisonnement du parenchyme en lobules est incomplet.

Glande « sébacée » du cloaque de Sphenodon punctatus.

En raison de leur position intracloacale, les glandes dites « sébacées », découvertes par Osawa (1897) chez les individus des deux sexes de *Sphenodon punctatus*, ont été décrites dans la première partie de ce travail.

Rappelons simplement que ces formations ovoïdes sont constituées d'une série de lobules séparés par des cloisons conjonctives (fig. 82 à 85). Chacun d'eux est formé d'une couche basale de cellules cubiques et d'un important massif de cellules polyédriques, pourvues de grains et mottes d'un produit acidophile et de noyaux riches en chromatine. Vers le centre

Source : MNHN, Paris

des lobules et dans le canal excréteur, les noyaux deviennent pycnotiques mais les cellules gardent leur forme polyédrique et, chez les deux individus au repos sexuel que nous avons examinés, il n'existe pas de masse plus ou moins amorphe de produit de sécrétion.

Replis épidermiques glandulaires.

Contrairement aux premiers termes de la série décrite précédemment, les formations que nous envisageons ici ne siègent pas à la face dorsale d'une écaille, mais dans le pli qui sépare deux écailles *(Feylinia)* ou dans la portion toute proximale de la face dorsale d'une écaille *(Anniella, Lygosoma)* (fig. 87 à 91). Une autre différence par rapport aux replis épidermiques lenticulaires des Typhlopidés réside dans la rapidité du processus de sécrétion holocrine.

En effet, les bandes de tissu particulier dont l'emplacement vient d'être rappelé, comportent, à côté d'un petit nombre de cellules germinatives correspondant au *stratum basale*, quelques cellules dont les dimensions n'ont subi aucune modification, mais dont les cytoplasmes sont plus ou moins riches en grains de sécrétion acidophiles. A partir de ce stade, l'évolution est très rapide et les couches cellulaires adjacentes présentent toutes les traductions morphologiques de la kératinisation holocrine achevée.

Cette kératinisation peut se faire selon deux modalités évolutives; parmi les espèces examinées, l'une est représentée par les replis épidermiques glandulaires de *Feylinia*, l'autre par ceux d'*Anniella* et de *Lygosoma*. Dans le premier cas, les cellules kératinisées ont une allure hyaline assez proche de celle du *corneum* dense de l'épiderme, et les grains de sécrétion sont assez peu abondants dans la couche cellulaire sus-jacente aux éléments germinatifs. Dans le deuxième cas, les cellules de la couche intermédiaire sont beaucoup plus riches en granulations et ces dernières restent identifiables dans les cellules kératinisées jusqu'à un stade proche de l'exfoliation. Les différences histochimiques qui correspondent à ces deux évolutions sont signalées ci-dessous.

Comme pour les replis épidermiques lenticulaires des Typhlopidés, la région juxta-cloacale du tégument n'est pas le seul lieu où siègent des structures correspondant à cette description. On en rencontre sous toutes les écailles du corps et il y a lieu de signaler que leur développement est particulièrement grand dans le tégument céphalique.

Glandes préanales de Coleonyx variegatus.

Connues des herpétologistes, ces structures ne semblent pas avoir donné lieu à des études histologiques. Nous avons pu les examiner incidemment et dans des conditions techniques assez peu satisfaisantes, d'où le caractère sommaire de notre description.

Ces organes sont représentés par des invaginations assez profondes de l'épiderme (fig. 92 à 94). La couche germinative est peu développée et ne diffère pas essentiellement du *stratum basal* de l'épiderme normal. Les cellules granuleuses qui recouvrent cette couche sont à peine plus grandes et contiennent des grains fortement acidophiles. Le massif de cellules kératinisées, hyalines et ne laissant plus apparaître aucun vestige de la structure cellulaire initiale est, au contraire, très important.

Source : MNHN, Paris

Glandes préanales des Amphisbénidés.

L'existence de pores préanaux chez les représentants de cette famille est bien connue, mais les publications que nous avons pu consulter n'apportent aucune donnée histologique au sujet des glandes dont les pores représentent les orifices.

Il s'agit, chez *Blanus cinereus*, de tubes glandulaires, orientés parallèlement au grand axe de l'animal, les orifices, dont chacun débouche au centre d'une écaille, étant situés en une couronne à peu de distance en avant du cloaque (fig. 95 à 98). L'orifice d'abouchement au tégument est assez étroit; le court canal vertical qui lui fait suite est tapissé d'épiderme banal. Dans le derme, à une petite distance de la surface, la lumière s'élargit nettement et l'épithélium de revêtement est composé de cellules cubiques, les strates cornées ayant disparu. Une coupe transversale du tube glandulaire qui fait suite à cette partie élargie du conduit excréteur montre, de la périphérie vers le centre, une couche basale, recouverte d'un massif de cellules granuleuses, puis des éléments à des stades plus ou moins avancés de la transformation holocrine. La lumière du tube est occupée par le produit de sécrétion, au sein duquel on reconnaît encore des débris cellulaires, dont certains pourvus de noyaux pycnotiques.

Les cellules de la couche basale sont cubiques, la hauteur moyenne étant d'environ 8 μ. Les noyaux sont centraux, soit sphériques, soit ovoïdes, à contours légèrement plissés; la chromatine y est assez abondante. Les cytoplasmes sont homogènes, peu étendus, dépourvus de tonofibrilles.

Au contact de cette couche basale se trouvent des cellules polyédriques, nettement plus volumineuses (12 à 14 μ de grand diamètre), à noyaux sphériques, volumineux et clairs. Les cytoplasmes sont, soit homogènes, soit parsemés de petites granulations acidophiles. Quelques assises de cellules, centrales par rapport à la précédente, sont caractérisées par l'augmentation du nombre de grains de sécrétion et par la réduction des dimensions du noyau dont les contours deviennent plissés, la chromatine paraissant plus abondante. Dans les couches cellulaires les plus proches de la lumière, la taille des cellules est notablement plus grande (10 × 16 μ), les noyaux sont très irréguliers et sombres, alors que les cytoplasmes prennent un aspect « clair » dû à la disparition de la plupart des grains de sécrétion. C'est à ce stade de l'évolution qu'apparaît, au sein des cytoplasmes, un produit hyalin et très acidophile. Le processus se poursuit très rapidement par l'aplatissement de la cellule, la pycnose du noyau et la libération dans la lumière.

La paroi épithéliale du tube est découpée en lobules par des vaisseaux capillaires qui s'avancent à peu près à la moitié de sa hauteur, en soulevant la couche basale, d'où les indentations de cette dernière. Le fond des tubes glandulaires ne diffère de la partie moyenne que par l'épaisseur plus grande de la paroi épithéliale et par une brusquerie moindre de la transformation holocrine.

Glandes fémorales et préanales typiques des Sauriens.

L'anatomie de ces organes est bien connue et de nombreux travaux, faits au début de ce siècle, en ont précisé quelques particularités histologiques. Aussi, notre apport concernant ces organes est-il surtout d'ordre

Source : MNHN, Paris

cytologique et histochimique, d'où la brièveté de la description que nous en donnons ici (fig. 99 à 103).

Chaque glande fémorale s'ouvre à l'extérieur par un pore, situé au sommet d'une écaille. A cet orifice fait suite un conduit dont la direction générale est perpendiculaire à la surface du tégument et dont le segment initial est tapissé d'épiderme. Les couches cornées disparaissent assez rapidement et les parties profondes du conduit excréteur, dont l'ensemble est assez long, sont revêtues d'un épithélium cubique semblable au *stratum basale* de l'épiderme. Le corps de la glande est replié sur lui-même et profondément découpé en lobules par des cloisons conjonctives qui accompagnent des capillaires.

Chaque lobule est séparé du tissu conjonctif sous-jacent par une formation dont les caractères histologiques sont ceux de la membrane dermique du tégument. Sur cette membrane repose une couche de cellules cubiques, hautes de 8 μ en moyenne, à gros noyaux centraux, sphériques ou à bords légèrement plissés. Les cytoplasmes des cellules en question sont clairs et ne contiennent ni grains de sécrétion, ni tonofibrilles. A l'absence de ces derniers près, on retrouve donc les caractères habituels du *stratum basale* de l'épiderme. Dans les assises cellulaires sus-jacentes à cette couche basale, les caractères histologiques changent notablement. Les cellules deviennent polyédriques, leur taille dépasse nettement 10 μ; les noyaux restent sphériques et centraux, mais des granulations arrondies, assez volumineuses, individualisées et dépourvues de toute tendance à la confluence, apparaissent au sein des cytoplasmes. Ces grains de sécrétion qui sont fortement acidophiles augmentent régulièrement d'abondance depuis les cellules se trouvant au contact de la couche basale jusqu'à celles qui remplissent la partie centrale du lobule, mais ces grains restent bien individualisés même lorsque leur nombre est considérable.

La partie basale du conduit excréteur commun diffère des lobules dont l'anatomie microscopique vient d'être décrite par l'apparition, à côté des cellules granuleuses, d'un second type cellulaire qui dérive également du *stratum basale*, sans passer par un stade intermédiaire granuleux. En effet, certaines cellules de l'assise cubique qui tapisse la paroi de ce segment du canal s'allongent perpendiculairement au grand axe de ce dernier, leurs cytoplasmes deviennent réticulés, cyanophiles et les cellules en question se trouvent intercalées entre les cellules granuleuses dont la forme générale est, à ce niveau, celle d'ovoïdes assez plats. Les noyaux de ces cellules intercalaires sont nettement ovoïdes, alors que ceux des cellules granuleuses ont conservé leur forme sphérique. Suivant la comparaison de Félizet (1911), l'ensemble des cellules intercalaires forme un réseau dans les mailles duquel se trouvent les cellules granuleuses. Celles-ci sont aplaties par rapport aux éléments de même type se trouvant dans le corps de la glande, ce qui pourrait expliquer l'accroissement apparent de la densité des grains de sécrétion.

A la limite des parties basales et apicales du conduit excréteur, l'élaboration de cellules intercalaires par la paroi du conduit a pris fin. Les cellules granuleuses, encore plus aplaties, subissent une brusque augmentation de volume, allant de pair avec la confluence progressive des grains en une masse d'abord parsemée de « vacuoles », puis homogène et de densité croissante, qui remplit tout le corps cellulaire. Les coupes orientées suivant le grand axe du canal montrent donc, dans cette zone, une bande

Source : MNHN, Paris

de cellules dont les cytoplasmes se colorent moins intensément que ceux des éléments situés en amont et en aval; ce phénomène est dû à la brusque augmentation du volume qu'occupe le produit de sécrétion dont la quantité n'augmente que lentement. Dès cette région, les cellules intercalaires sont aplaties au point d'être indiscernables. C'est également à ce niveau que se manifeste la dégénérescence des noyaux des cellules granuleuses.

A l'orifice de la glande, le produit de sécrétion est représenté par une masse fortement acidophile, au sein de laquelle l'examen au microscope montre encore des limites cellulaires, l'aspect de l'ensemble étant celui d'un agrégat de plaquettes.

Glandes préanales de Lialis burtonis.

Non encore étudiées au moyen des techniques histologiques, ces glandes ne diffèrent pas essentiellement des formations préanales et fémorales décrites dans le paragraphe précédent (fig. 104 à 107). Parmi les différences anatomiques il y a lieu de signaler avant tout l'individualisation plus marquée des lobules glandulaires. Chacun de ces derniers acquiert la forme d'un sac dont l'orifice de communication avec le tube collecteur est très étroit. En raison de l'étendue assez grande de la glande, les sacs sont orientés parallèlement à la surface du tégument ; le tube collecteur, long et oblique par rapport au tégument, débouche au milieu d'une écaille.

La couche basale des sacs glandulaires est semblable à celle des organes fémoraux; les grains de sécrétion des éléments du massif cellulaire sus-jacent apparaissent très rapidement. Chez l'individu de sexe femelle que nous avons examiné, le canal collecteur n'est pas bourré de produit de sécrétion, ce qui pourrait correspondre à une particularité spécifique, à un caractère sexuel ou au stade du cycle. Il n'existe pas de cellules intercalaires, si bien que le conduit excréteur ne contient qu'un seul type de cellules, à noyaux pycnotiques ou impossibles à identifier, les corps cellulaires étant remplis d'un produit de sécrétion homogène et fortement acidophile.

Tégument et invaginations margino-cloacales de Varanus griseus et Gerrhonotus multicarinatus.

La zone tégumentaire correspondant à la marge du cloaque est, chez *Varanus griseus*, le siège d'une évolution particulière (fig. 108). En effet, l'examen des coupes montre, à côté de l'apaississement global du tégument, caractéristique de cette région chez tous les Lepidosauriens, que l'évolution des cellules épidermiques se déroule suivant deux modalités différentes. La plupart des éléments du *stratum basale* subissent, dans le *stratum spinosum* et dans le *stratum granulosum*, la kératinisation suivant le mode classique. D'autres cellules augmentent très nettement de taille par rapport à leurs voisines. En effet, les cellules du *stratum basale* sont cubiques et mesurent environ 8 μ de haut; les cellules banales du *stratum spinosum* sont polyédriques, leur diamètre étant d'environ 12 μ. Les cellules particulières auxquelles nous faisons allusion sont ovoïdes, leur grand diamètre atteignant 18 μ. Dans certaines de ces cellules les noyaux sont, eux aussi, ovoïdes, le grand diamètre oscillant autour de 6 μ; dans d'autres, on rencontre des noyaux plissés, fripés, voire franchement pycnotiques. Les cytoplasmes des éléments en question sont très clairs; dans la plupart

Source : MNHN, Paris

des cas, les cellules paraissent « vides » après mise en œuvre des méthodes topographiques; dans quelques cas, il persiste des vestiges de cytoplasme granuleux. Strictement localisées aux plis du tégument, ces cellules claires existent dans toute la hauteur du *stratum spinosum* et du *stratum granulosum*; nous ne disposons d'aucune donnée concernant leur évolution au cours des derniers stades de la kératinisation. Cette dernière aboutit, dans la région margino-cloacale, à la constitution d'un *stratum corneum* particulièrement lâche. Signalons que dans cette zone les plis du tégument sont le siège, chez l'individu examiné, d'une importante migration de granulocytes sanguins à travers l'ensemble des couches épidermiques; ces éléments restent facilement identifiables à la surface du *stratum corneum* et ne subissent, au cours de la traversée de l'épiderme, aucune modification morphologique notable.

Le spécimen de *Gerrhonotus multicarinatus* que nous avons examiné est une femelle. L'épaississement du tégument est surtout marqué dans les dépressions latéro-postérieures de la marge du cloaque où un début d'invagination correspond aux hémipénis des mâles (fig. 109). Contrairement à ce qui a été décrit chez *Varanus griseus*, il n'existe qu'une catégorie cellulaire mais, dans la région correspondant au *stratum intermedium*, les cellules ne sont pas complètement aplaties et contiennent une quantité notable d'un produit de sécrétion cyanophile. La desquamation s'effectue à ce stade et la lumière de l'invagination épidermique est remplie, à la périphérie, par une série de couches concentriques de cellules dont les noyaux restent longtemps discernables et, au centre, par une masse grumeleuse d'un produit fortement érythrophile. Il s'agit donc d'une différenciation de l'épiderme nettement plus poussée que chez *Varanus griseus*. L'invagination de l'épiderme, le maintien de la structure de ses strates, l'abondance du produit de sécrétion dans la lumière et la présence, dans ce produit, de composés qui ne s'accumulent pas au cours de la kératinisation normale, incitent à un rapprochement avec les glandes anales des Ophidiens

Glandes anales des Ophidiens.

Étudiées du point de vue anatomique par de nombreux auteurs (voir Volsoe, 1944, pour la bibliographie), les glandes anales ou sacs anaux des Ophidiens sont des formations tubuleuses, paires et symétriques, situées dans la queue et débouchant par un court canal excréteur à la partie postéro-latérale ou au bord postérieur de l'orifice cloacal. La forme et le volume relatif de ces organes varient suivant l'espèce et, chez une espèce donnée, en fonction du cycle sexuel; ils sont presque toujours plus développées chez les femelles.

L'uniformité de structure des glandes anales chez les différentes espèces étudiées ici est suffisante pour que nous puissions en donner une description d'ensemble (fig. 110 à 120). Les coupes transversales du sac anal montrent une capsule conjonctive assez épaisse et constituée avant tout de fibres collagènes, ainsi qu'un épithélium dont la hauteur est variable. Réduit à moins de 10 couches cellulaires chez les mâles de certaines espèces, il en comporte beaucoup plus chez les femelles d'autres espèces. La couche basale est constituée, dans tous les cas, de cellules cubiques, hautes de 8 à 10 μ, pourvues de noyaux centraux et de cytoplasme ne contenant ni produit de sécrétion, ni tonofibrilles. L'importance

Source : MNHN, Paris

de la couche granuleuse qui lui fait suite varie considérablement et c'est aux variations de cette dernière zone que sont dues les différences de hauteur de l'épithélium signalées ci-dessus. De toute façon, les cellules sont nettement plus volumineuses que celles de la couche basale, polyédriques, à limites très nettes, pourvues de noyaux ovoïdes et de cytoplasmes contenant soit d'assez rares grains acidophiles, soit des formations beaucoup plus volumineuses dont la forme générale est celle de bâtonnets effilés aux extrémités ou de fer de lance. La hauteur des cellules diminue progressivement au fur et à mesure que l'on se rapproche de la lumière. Il existe, dans certains cas, une assise de cellules franchement aplaties et à noyaux ovoïdes, orientés parallèlement à la surface épithéliale et rappelant de près le *stratum intermedium* de l'épiderme. La desquamation peut atteindre, suivant les cas, soit des cellules aplaties, à noyaux pycnotiques et à cytoplasme presque hyalin, soit des cellules encore ovoïdes et dont les noyaux ne présentent que les premiers signes de la pycnose. La première éventualité est le fait des glandes anales à épithélium plat, la deuxième existe dans le cas des glandes à épithélium haut et riche en grains de sécrétion.

Outre des lamelles concentriques d'un produit dont la morphologie rappelle clairement l'origine, la lumière des sacs anaux contient généralement un produit de sécrétion grumeleux. Il y a lieu de signaler l'évolution de certaines affinités tinctoriales de ce produit après son rejet dans la lumière ; en effet, les strates les plus proches de l'épithélium sont généralement erythrophiles, alors que les strates centrales deviennent franchement cyanophiles.

Formations rétro-cloacales des Typhlopidés et Leptotyphlopidés, hémipénis et poches post-anales des Gekkonidés.

Les formations rétro-cloacales, les hémipénis et les poches post-anales ne sont évidemment pas des glandes au sens strict du terme. Leur examen histologique fait apparaître l'ensemble des particularités de l'épiderme, l'individualité des formations en question découlant uniquement de l'anatomie (pl. XV).

Il n'en est pas moins vrai que des constatations exposées dans la première partie de ce travail montrent, dans le cas de l'hémipénis, la possibilité de modalités évolutives différentes de la kératinisation épidermique banale. L'étude en fonction du cycle reproducteur permettrait seule de déceler, dans les deux autres formations, l'existence de modalités évolutives particulières de la cellule épidermique.

CARACTÈRES CYTOLOGIQUES ET HISTOCHIMIQUES

Comme nous l'avons signalé ci-dessus, les particularités cytologiques et histochimiques des glandes épidermoïdes juxta-cloacales chez les Lépidosauriens examinés en vue de ce travail, présentent une uniformité relative qui contraste avec la diversité anatomique de ces organes. On retrouve, dans tous les cas, une couche basale de cellules que tous leurs caractères rapprochent du *stratum basale* de l'épiderme; c'est la transformation holocrine des cellules de cette couche qui aboutit à l'élaboration du produit de sécrétion.

Source : MNHN, Paris

La couche basale.

Les caractères histologiques de cette assise dont la ressemblance avec le *stratum basale* du tégument vient d'être rappelée, incitent à en faire le siège du renouvellement cellulaire corrélatif du caractère holocrine de la sécrétion dans toutes les glandes épidermoïdes étudiées ici.

Parmi les caractères morphologiques généraux des éléments constitutifs de cette couche basale, il y a lieu de rappeler la forme prismatique ou cubique des cellules. Les noyaux sont généralement clairs, sphériques ou ovoïdes, parfois irréguliers; on y rencontre, le plus souvent, des nucléoles nets (fig. 98, 101 et 107). Les mitoses sont relativement fréquentes dans certains des organes étudiés (fig. 62), assez rares dans d'autres et cette différence suggère l'existence d'un cycle sécrétoire des glandes épidermoïdes qui pourrait être rythmé soit par le cycle de mue du tégument, soit plus probablement par le cycle sexuel.

Certaines des particularités cytoplasmiques, déjà mentionnées à propos de l'étude anatomique, accentuent encore la similitude de cette couche basale et de l'épiderme banal. En effet, des radicules, des ponts intercellulaires et des tonofibrilles existent dans un nombre appréciable de cas ; on en rencontre dans la couche basale de toutes les glandes épidermoïdes appartenant à la première des deux séries décrites ici et seuls des organes hautement spécialisés comme les glandes préanales des Amphisbéniens et de *Lialis*, les glandes fémorales des Sauriens et les glandes anales des Ophidiens, sont pourvues d'une couche basale où les méthodes mises en œuvre dans ce travail ne font pas apparaître de tonofibrilles. Il y a également lieu de souligner la rareté des cas où les techniques histologiques montrent la présence, dans la couche basale, d'un produit de sécrétion figuré et même lorsque ce dernier existe, comme dans la glande « sébacée » du cloaque de *Sphenodon*, il n'est jamais abondant.

Les données histochimiques conduisent au même rapprochement. Les cytoplasmes de la couche basale de toutes les glandes épidermoïdes étudiées ici sont légèrement basophiles; la coloration par la gallocyanine avec contrôle par une solution de ribonucléase cristallisée, montre que cette basophilie est due à une teneur en acide ribonucléique qui correspond à celle de la couche basale de l'épiderme (fig. 73). Les composés glucidiques sont assez parcimonieusement représentés dans la couche basale; nous n'y avons pas rencontré de mucopolysaccharides acides et du glycogène n'y est décelable que sous forme de mottes assez petites et le plus souvent rares. De même ces cellules, tout comme celles du *stratum basale* de l'épiderme, ne sont pas le siège d'une accumulation particulière d'amino-acides décelables par la réaction à l'alloxane-Schiff ou par la tétrazoréaction. La recherche des protides sulfhydrilés donne généralement des résultats négatifs ou faiblement positifs; la réaction au ferricyanure ferrique et celle au DDD deviennent, au contraire, nettement positives lorsqu'on les applique à des coupes ayant subi une réduction préalable par le sulfure d'ammonium, ce qui démontre la présence de cystine (fig. 66-76 ; 77 et 82); il s'agit là d'une différence nette par rapport au *stratum basale* de l'épiderme, où les amino-acides soufrés se trouvent, en majeure partie, sous forme de cystéine, directement accessible à la détection histochimique.

Source : MNHN, Paris

Les couches de cellules polyédriques.

Contrairement à la couche basale, les assises cellulaires sus-jacentes se distinguent par tout un ensemble de caractères morphologiques de la zone équivalente de l'épiderme, désignée sous le nom de *stratum polygonale, spinosum* ou *dentatum*. En effet, nous avons insisté dès l'énoncé des caractères anatomiques, sur l'absence, dans cette région des glandes épidermoïdes, de structures telles que les ponts intercellulaires et les tonofibrilles, caractéristiques du *stratum spinosum* de l'épiderme. Si la forme générale des cellules n'est pas essentiellement différente de celle des éléments épidermiques se trouvant au même stade de leur évolution, leur taille globale est, le plus souvent, plus grande. La netteté des contours cellulaires frappe également, dés l'examen des coupes colorées par les méthodes topographiques (fig. 60, 64 à 67, 75, 81, 85, 89 et 96).

Les caractères nucléaires des cellules qui constituent cette zone sont assez variables; comme nous l'avons signalé dans le paragraphe précédent, la morphologie des noyaux peut rester très proche de celle des éléments de la couche basale; mais il existe, dans beaucoup de cas, un polymorphisme nucléaire assez marqué, l'exploration d'un même champ de microscope montrant tous les intermédiaires entre le noyau sphérique ou ovoïde, clair, à nucléole facilement identifiable, d'une part, le noyau presque pycnotique, d'autre part.

L'un des caractères cytoplasmiques essentiels est la présence d'un produit de sécrétion fortement acidophile (fig. 72, 90, 92, 96, 100, 106 et 129). Ce produit peut se présenter soit sous forme de grains très fins, de gouttelettes plus volumineuses, de mottes aux contours irréguliers, soit, plus rarement, sous forme de bâtonnets aux extrémités effilées (glandes anales des Ophidiens). L'application des colorations trichromiques montre que ces produits sont érythrophiles dans certains cas, cyanophiles dans d'autres; on constate assez souvent des modifications systématisées de cette affinité tinctoriale, un même produit de sécrétion étant cyanophile dans les couches profondes de cette zone, érythrophile dans les couches superficielles.

Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler avant tout la raréfaction, puis la disparition, des ribonucléines cytoplasmiques dans les cellules polyédriques. Les couches profondes, proches de l'assise cellulaire basale, prennent dans certains cas, après coloration par la gallocyanine, une teinte bleu-gris très pâle; dans d'autres cas, toute trace de ribonucléines et de basophilie cytoplasmique a disparu dès le passage de la couche basale à la zone faite de cellules polyédriques.

Le produit de sécrétion dont l'acidophilie vient d'être évoquée donne, dans la grande majorité des cas, la réaction à l'APS (fig. 71, 85, 93, 99 et 118); ce n'est que dans de rares glandes épidermoïdes, telle la glande préanale de *Lialis*, que cette réaction donne des résultats faiblement positifs et limités à la partie toute périphérique des grains; la plupart des autres produits, fussent-ils érythrophiles ou cyanophiles, sont mis en évidence avec la plus grande netteté par cette réaction et l'épreuve de la diastase du malt, pratiquée à titre de contrôle sur une partie des objets, montre bien qu'il ne s'agit pas de glycogène. La recherche des mucopolysaccharides acides est, au contraire, négative; aucun des produits de sécrétion que nous avons pu étudier ici ne prend le bleu alcian et le résultat négatif de

Source : MNHN, Paris

la réaction métachromatique au bleu de toluidine est en accord avec cette constatation. Le résultat fortement positif de la tétrazoréaction (fig. 75 et 103) et de celle à l'alloxane-Schiff montrent que le produit de sécrétion est riche en protides. Quant à la mise en évidence des protides sulfhydrilés ses résultats corroborent entièrement ceux qui ont été décrits à propos de la couche basale; entièrement négative ou très faiblement positive lorsque les coupes n'ont subi aucun prétraitement, le réaction au ferricyanure ferrique et celle au DDD deviennent fortement positives lorsqu'on les met en œuvre après réduction par le sulfure d'ammonium (fig. 76, 77, 83 et 102); c'est donc de la cystine qui représente, dans le produit de sécrétion, les amino-acides soufrés. Le cas des glandes fémorales de *Lacerta, muralis* est particulièrement significatif à cet égard. La recherche des protides sulfhydrilés donne, en effet, des résultats entièrement négatifs dans la couche basale et ceci que les coupes aient subi ou non une réduction. Le produit de sécrétion de la zone des cellules polyédriques ne renferme pas de cystéine mais contient, dès son apparition sous une forme figurée, une quantité importante de cystine, si bien que sa mise en évidence par la réaction au ferricyanure ferrique après réduction des coupes ne le cède en rien, sur le plan de la netteté, à la coloration par les méthodes topographiques.

Il y a lieu d'insister sur le fait que l'exploration méthodique des coupes montre, dans tous les cas, des cellules à des stades différents du cycle sécrétoire; le synchronisme de l'évolution cellulaire ne paraît donc pas absolu.

A côté de l'évolution cellulaire qui vient d'être décrite, il existe, dans la plupart des cas, un nombre plus ou moins important de cellules qui paraissent « vidées » de leur contenu et dont les caractères nucléaires ne présentent souvent rien de particulier (fig. 60 et 97). Dans quelques glandes épidermoïdes (glandes margino-cloacales de *Leptotyphlops*) toute la couche de cellules polyédriques est faite d'éléments de ce type (fig. 78 à 81).

On rencontre dans quelques cas une ou deux assises cellulaires qui pourraient marquer la limite superficielle de la couche polyédrique et qui, sans présenter de caractères cytoplasmiques différents de ceux qui viennent d'être énoncés, se distinguent des couches sous-jacentes par un aplatissement plus marqué des cellules et par la forme des noyaux; ces derniers sont très allongés sur coupes, leur grand axe étant parallèle à la surface de l'organe. Par leur forme, ces cellules rappellent donc celles du *stratum intermedium* de l'épiderme des Reptiles.

Les cellules en dégénérescence.

Certaines des modifications morphologiques qui marquent le dernier temps de la transformation holocrine des cellules issues de la couche basale ont été mentionnées à propos de l'étude anatomique.

La forme des cellules évolue dans le sens d'un aplatissement de plus en plus marqué; le phénomène peut aller jusqu'à la formation de véritables lamelles ayant perdu tout caractère cellulaire; d'autres fois, les cellules ont pris, au moment de la desquamation, la forme de disques très aplatis.

Les modifications nucléaires débutent par une véritable pycnose; la chromatine et le nucléole deviennent indistincts, l'ensemble du noyau se trouve transformé en une masse homogène qui garde, dans un premier temps, une forte affinité pour les laques d'hématoxyline, pour devenir ensuite incolorable et indiscernable à l'examen des coupes.

Source : MNHN, Paris

Les modalités de l'évolution des cytoplasmes sont différentes suivant les cas. Dans un certain nombre de glandes épidermoïdes, les cytoplasmes prennent, au moment où survient la pycnose nucléaire, une allure hyaline et changent d'affinités tinctoriales, leur acidophilie s'accentuant. Toute trace de produit cyanophile a généralement disparu à ce stade, si bien que l'ensemble de la cellule est devenu fortement érythrophile. Les glandes fémorales des Lacertidés et des Gekkonidés, les organes papillaires des Agamidés, les glandes préanales des Amphisbénidés, les replis épidermiques glandulaires des Feylinidés et des Scincidés en représentent des exemples. Dans tous les cas, la « dégénérescence hyaline » des cytoplasmes semble se faire avec une grande rapidité; sur coupes, il n'existe pour ainsi dire pas de formes de transition et la limite de la zone d'hyalinose par rapport aux couches cellulaires sous-jacentes peut être tracée avec la plus grande précision. L'achèvement du processus peut se traduire par un nouveau changement de chromaticité, le produit de la dégénérescence holocrine qui a acquis ses caractères définitifs, ne prenant plus aucun des colorants mis en œuvre et conservant sa teinte naturelle, jaune clair. Les caractères histochimiques des produits de sécrétion correspondent à ceux qui ont été décrits à propos de la zone des cellules polyédriques. Fortement APS-positifs, riches en amino-acides aromatiques, ces produits ne contiennent pas de protides à fonction sulfhydrile directement décelables, mais sont riches en protides à fonctions disulfure.

Un autre type d'évolution est représenté par le maintien du caractère « granuleux » des cytoplasmes. Les modalités de la dégénérescence nucléaire correspondent à la description donnée à propos du type précédent, mais il n'existe pas de transformation hyaline concomitante des cytoplasmes et c'est un produit granuleux, plus ou moins fortement APS-positif, riche en amino-acides aromatiques et en cystine qui se trouve mis en liberté au moment où se détachent les cellules glandulaires. Les affinités tinctoriales de ce produit ne subissent aucune modification au cours des derniers stades de la transformation holocrine et on ne rencontre pas, dans ces glandes, les masses hyalines et incolorables, rappelant la kératine dure, qui ont été signalées ci-dessus. La glande « sébacée » du cloaque de *Sphenodon* et les glandes préanales de *Lialis* correspondent à ce type évolutif; les glandes préanales de *Coleonyx* s'en rapprochent également.

Une troisième modalité évolutive, nette surtout dans le cas des épaississements épidermiques lenticulaires de *Typhlops*, dans celui des écailles glandulaires des Gekkonidés et dans celui de la glande margino-cloacale de *Leptotyphlops*, est représentée par le rejet, à la surface de l'organe, d'un feutrage dont les caractères morphologiques rappellent de très près ceux du *corneum* lâche, les produits de sécrétion granuleux étant assez rares. Même dans ce cas, qui paraît se rapprocher beaucoup de la kératinisation épidermique normale, les protides sulfhydrilés histochimiquement décelables sans réduction préalable des coupes, existent en quantité inférieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici.

La quatrième modalité, annoncée par les invaginations margino-cloacales de *Gerrhonotus* et représentée par les glandes anales des Ophidiens, est encore plus proche de la kératinisation épidermique; seule l'abondance des produits de sécrétion APS-positifs représente un vrai caractère distinctif par rapport à cette dernière. En effet, des produits APS-positifs figurés et riches en amino-acides aromatiques existent dans

Source : MNHN, Paris

un grand nombre de cellules de la couche polyédrique des glandes anales chez les Ophidiens énumérés dans le tableau IV. D'autre part, les cellules aplaties en cours d'exfoliation sont très fortement APS-positives. Le rapprochement de cette évolution et de la kératinisation épidermique banale est encore souligné par les résultats de la recherche des protides sulfhydrilés. En effet, la couche à cellules polyédriques des glandes anales des Ophidiens contient des protides à fonction sulfhydrile directement accessibles à la détection histochimique et il en est de même du produit de sécrétion accumulé dans la lumière de l'organe. La confrontation des préparations ainsi obtenues avec celles qui ont subi une réduction préalable montre seulement une plus grande abondance des protides sulfhydrilés totaux dans les assises supérieures de la couche à cellules polyédriques et dans le produit de sécrétion. On retrouve, en somme, une évolution des protides à fonction disulfure qui rappelle de près celle de la kératinisation épidermique banale; absente dans la couche basale, la cystine, décelable après réduction du pont disulfure, devient de plus en plus abondante au fur et à mesure que se poursuit la transformation holocrine de la cellule. Rappelons que dans les types évolutifs précédemment envisagés, les amino-acides soufrés histochimiquement décelables apparaissaient d'emblée sous forme de cystine.

La modalité extrême est représentée par des organes tels que l'hémipénis et les formations rétro-cloacales des Typhlopidés et des Leptotyphlopidés, auxquels il n'est guère possible d'appliquer l'épithète « glandulaire ». Il s'agit, en effet, d'invaginations épidermiques montrant tous les stades habituels de la kératinisation, le *stratum corneum* étant mince. L'hémipénis des mâles appartenant à certaines espèces montre toutefois, au moment de l'activité sexuelle, une véritable hyperkératose et on constate, dans certains cas, la différenciation de deux lignées cellulaires, de grandes cellules claires donnant, par kératinisation, de véritables épines et les autres cellules formant le *stratum corneum* qui replie ces épines entre elles. La classique superposition, dans le *stratum corneum*, de plusieurs générations épidermiques peut être particulièrement nette dans le cas de l'hémipénis invaginé.

L'étude histochimique des lipides figurés, dont l'intérêt découle clairement de considérations relatives à la phylogénèse des glandes cutanées chez les Vertébrés Tétrapodes, n'a pu être faite que chez *Lacerta muralis* et chez *Natrix maura*. Aucun lipide figuré n'a été décelé dans les glandes fémorales de *Lacerta*. Chez *Natrix*, les cellules polyédriques des glandes anales contiennent souvent des inclusions colorables par le bleu BZL (fig. 116), isotropes et prenant, après mise en œuvre de la méthode de Lorrain-Smith, une teinte rouge très nette; il s'agit donc de lipides « neutres » au sens de la terminologie actuelle et très probablement de triglycérides. La taille et la forme de ces inclusions correspondent, à l'effilement des extrémités près, à celles des inclusions APS-positives que nous avons trouvées dans les glandes anales de la plupart des Ophidiens examinés. La présence de lipides figurés correspond donc au produit de sécrétion APS-positif qui existe dans certaines cellules des glandes anales. Toutefois, beaucoup de cellules de la couche polyédrique, destinées à fournir les squames cornées, ne contiennent pas de lipides figurés; la stéatose ne représente donc pas une modalité évolutive obligatoire de la cellule des glandes anales.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Il résulte des faits exposés ci-dessus que la morphologie des organes réunis sous le nom de glandes épidermoïdes est des plus diverses. Il existe, en effet, tous les intermédiaires entre la zone épidermique spécialisée, ayant conservé son emplacement au sein du tégument, d'une part, l'organe anatomiquement individualisé et enfoncé en profondeur, relié au milieu externe par un véritable canal excréteur, d'autre part. Des exemples de la première éventualité nous sont offerts par les épaississements épidermiques lenticulaires, par les replis épidermiques glandulaires et presque dans la même mesure par les écailles glandulaires. A l'autre extrême se situent les véritables glandes composées que sont les organes fémoraux et préanaux de certaines espèces, la glande margino-cloacale de *Leptotyphlops* et la glande « sébacée » du cloaque de *Sphenodon*. Il semble donc y avoir, au sein des Lepidosauriens, une tendance nette à la complication progressive des glandes en question.

Le classement en séries évolutives, exposé à propos de l'anatomie microscopique, peut être résumé dans la figure XXII. Le point de départ d'une première série semble correspondre aux replis épidermiques glandulaires du tégument des Scincidés, des Feylinidés et des Anniellidés. L'invagination en profondeur de ces derniers aboutit au type de glande épidermoïde réalisé chez *Coleonyx;* à partir de celle-ci, le développement considérable de la région à proprement parler glandulaire, c'est-à-dire des zones germinatives et polyédriques, conduit à la glande préanale de *Blanus*. Les organes fémoraux typiques ne diffèrent de cette glande que par la division en lobes de la zone glandulaire. La glande pré anale de *Lialis*, terme ultime de cette évolution, se distingue des organes fémoraux par une individualisation encore plus poussée des lobes glandulaires.

Une autre série évolutive pourrait dériver des épaississements épidermiques lenticulaires de *Typhlops*. Leur extension à toute la surface de l'écaille réalise les écailles glandulaires des Gekkonidés, auxquelles se relient de toute évidence les organes papillaires de *Agama*. La lobulation de la face profonde de ces derniers ne représente pas obligatoirement une tendance à la division du massif glandulaire; elle pourrait découler de l'épaississement de la couche glandulaire, nécessitant la pénétration de vaisseaux accompagnés de crêtes dermiques. L'invagination en profondeur de formation du type des écailles glandulaires pourrait aboutir aux glandes margino-cloacales de *Leptotyphlops*, la segmentation en lobes pouvant être due soit à l'augmentation de taille de l'ensemble, soit à la juxtaposition de plusieurs ébauches. De ces dernières formations est à rapprocher la glande dite sébacée du cloaque de *Sphenodon*, volumineuse et bien individualisée, devenue nettement sous-tégumentaire.

Source : MNHN, Paris

Les invaginations margino-cloacales de *Gerrhonotus* et les glandes anales des Ophidiens (Analsäcke, anal pouches) sont, comme nous l'avons signalé, des invaginations profondes de l'épiderme; elles diffèrent des deux autres séries par l'absence de toute tendance à la localisation de l'acti-

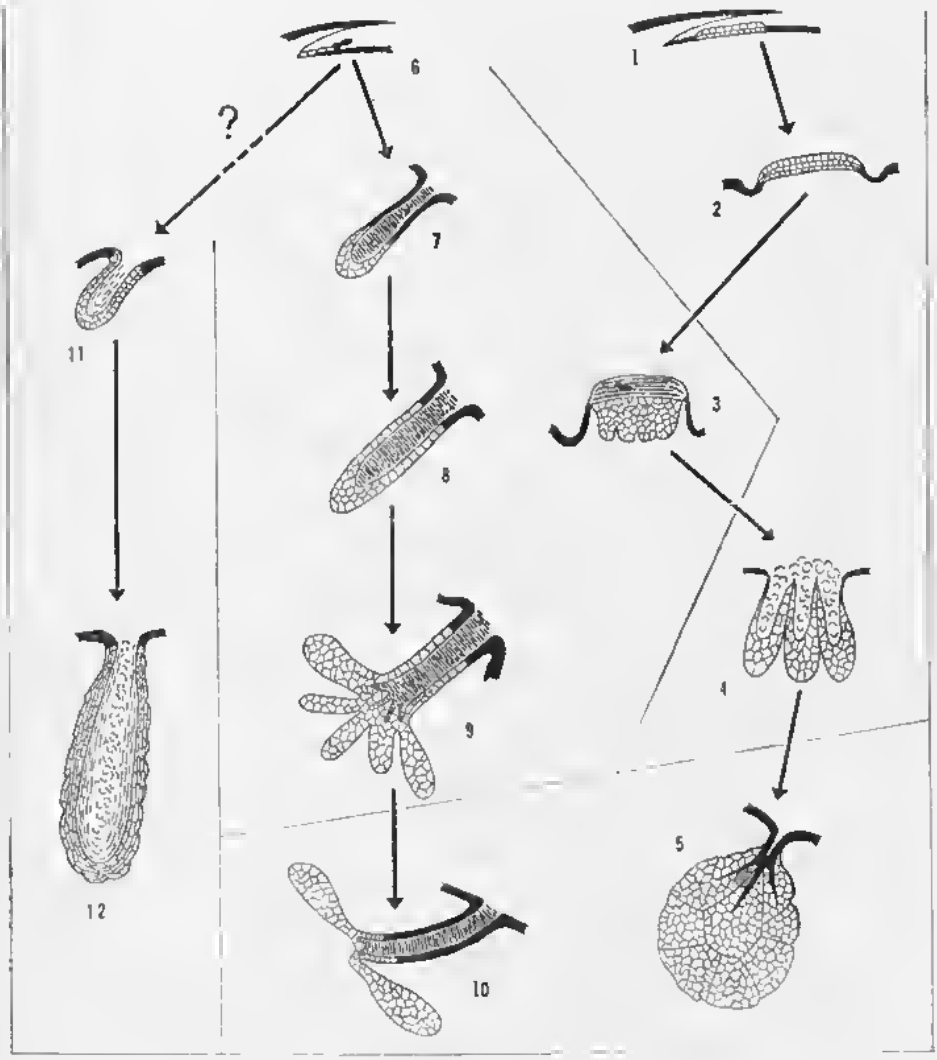


FIG. XXII. — Sériation des glandes épidermoïdes des Lépidosauriens.

Les flèches indiquent les rapprochements fondés sur des caractères anatomiques. Les cadres réunissent des organes dont les produits de sécrétion sont élaborés suivant des modalités comparables; les caractères histochimiques de ces produits ne sont pas pris en considération (voir tableau V).

1 – Épaississement épidermique lenticulaire. 2 – Écaille glandulaire. 3 – Organe papillaire. 4 – Glande margino - cloacale 5 – Glande « sebacée » de Sphénodon. 6 – Repli épidermique glandulaire. 7 – Glande préanale de *Coleonyx*. 8 – Glande préanale des Amphisbénidés. 9 – Glande fémorale ou préanale typique des Sauriens. 10 – Glande préanale de *Lialis*.

11 – Invagination margino-cloacale de *Gerrhonotus*. 12 – Glande anale des Ophidiens.

Source : MNHN, Paris

vité sécrétrice dans la partie terminale du cul-de-sac, alors que la différenciation, en une zone glandulaire et un conduit excréteur, est déjà perceptible chez *Coleonyx* et nette chez *Blanus*. La majeure partie de la paroi des glandes anales des Ophidiens participe activement au processus de sécrétion et les modalités de cette dernière sont particulières.

L'uniformité *des caractères histologiques fondamentaux* s'oppose à la diversité anatomique qui vient d'être évoquée. Du point de vue statique, l'exploration des préparations montre, dans tous les cas, une structure facile à rattacher á celle de l'épiderme. Du point de vue dynamique, la sécrétion se fait toujours suivant le mode holocrine et ses modalités correspondent aux potentialités évolutives de la cellule épidermique.

On rencontre, dans tous les organes qui ont été décrits ci-dessus, une couche basale pourvue de tous les caractères histologiques du *stratum basale* de l'épiderme; seules les données anatomiques permettent une délimitation précise des couches basales correspondant à ces organes, d'une part, à l'épiderme avoisinant, d'autre part. Il résulte de notre description que les éléments de la couche basale sont pourvus de tonofibrilles et de radicules, que leurs caractéres morphologiques généraux sont ceux des cellules du *stratum basale* de l'épiderme et que les caractères histochimiques, notamment la présence d'acide ribonucléique cytoplasmique, rapprochent également les deux types cellulaires.

La ressemblance avec l'épiderme est limitée à la couche basale. Dès les assises cellulaires sus-jacentes á cette dernière, les caractères morphologiques deviennent très différents de ceux du *stratum spinosum;* on ne rencontre ni ponts intercellulaires, ni tonofibrilles, lorsque l'examen porte sur des glandes épidermoïdes caractérisées. Les tailles des cellules ne correspondent plus à celles des couches homologues de l'épiderme et celui-ci est dépourvu des produits de sécrétion figurés signalés á propos des glandes épidermoïdes.

Il n'en est pas moins vrai que la parenté de ces formations et de l'épiderme se trouve rappelée, dans la plupart des cas, par la présence, dans la zone où va débuter la transformation holocrine, d'une couche cellulaire qui évoque, par certains de ses caractères, le *stratum intermedium* du tégument. En effet ces cellules, déjá aplaties, sont pourvues de noyaux non encore pycnotiques et dont la forme générale est celle d'un éllipsoïde, si bien qu'ils apparaissent, sur coupes, aplatis parallèlement à la surface.

Un autre point commun des glandes épidermoïdes et de l'épiderme est leur caractére avasculaire. On sait, en effet, que des capillaires sanguins ne pénétrent à l'intérieur de l'épiderme chez aucun Vertébré Tétrapode, la nutrition des couches cellulaires sus-jacentes au *stratum basale* se faisant par diffusion. Tel est également le cas des organes étudiés ici; lorsqu'ils sont volumineux et découpés en lobes, leurs vaisseaux suivent des cloisons conjonctives à homologuer aux papilles dermiques et la couche basale de la glande épidermoïde est toujours interposée entre les cloisons conjonctivo-vasculaires et les autres strates cellulaires. Cette disposition est particuliérement nette dans le cas des organes papillaires des Agamidés, des organes folliculaires des Lacertidés et des Gekkonidés et de certaines glandes anales d'Ophidiens.

L'évolution des cellules de la couche basale se fait, dans tous les organes épidermoïdes, vers la transformation holocrine, ce qui représente

Source : MNHN, Paris

un nouvel élément de rapprochement avec l'épiderme. Mais les modalités de cette évolution sont assez particulières.

En effet, la transformation à laquelle nous venons de faire allusion débute, dans les organes épidermoïdes, à un stade beaucoup plus précoce que dans l'épiderme. A côté des caractères morphologiques mentionnés ci-dessus, les cellules de la couche polyédrique des glandes épidermoïdes diffèrent de celles du *stratum spinosum* de l'épiderme par la présence, dans un grand nombre de cas, de produits de sécrétion figurés, par l'absence de mitoses et par des caractères histochimiques dont le plus saillant est la disparition de l'acide ribonucléique cytoplasmique. Ces différences apparaissent dès l'assise cellulaire sus-jacente au *stratum basale*.

Une autre différence de la couche polyédrique par rapport au *stratum spinosum* est la présence, dans quelques cas, de populations cellulaires différentes. C'est ainsi que beaucoup d'organes épidermoïdes contiennent, à côté des cellules polyédriques typiques, des cellules « claires », paraissant vides dans les conditions techniques de notre travail. Le simple examen des préparations fait apparaître des différences de taille entre cellules et entre noyaux d'une même assise. En outre, certaines cellules de cette zone contiennent, notamment dans le cas des glandes anales des Ophidiens, des produits de sécrétion figurés qui n'existent pas dans la plupart des autres cellules.

Par ailleurs, l'évolution des cellules diffère nettement de la kératinisation épidermique banale. En effet, certains produits élaborés par les glandes épidermoïdes et rejetés dans le milieu extérieur n'ont pas de rapport avec la kératine; il en est ainsi dans le cas des glandes préanales de *Lialis* et dans celui des glandes anales des Ophidiens.

D'autres produits ont, une fois achevés, les caractères morphologiques et certaines des particularités histochimiques de la kératine. A côté des données morphologiques telles que l'aspect en feutrage ou en squames dans certains cas, en plaques denses ne prenant plus aucun colorant dans d'autres cas, il y a lieu de souligner la forte érythrophilie des produits encore colorables et l'abondance des protides à fonction disulfure. Mais la mise en place des produits en question semble se faire, dans tous les cas que nous avons pu étudier, avec des modalités très différentes de la kératinisation normale. On sait, en effet, que cette dernière comporte le remplacement progressif de protides à fonction sulfhydrile par des protides à fonction disulfure, alors que dans le cas des glandes épidermoïdes ces derniers apparaissent d'emblée, les produits de sécrétion étant riches en cystine et dépourvus de cystéine dès leur mise en place. La connaissance de ces modalités d'élaboration différentes gagnerait évidemment à être complétée par l'étude chimique et radiocristallographique des produits de sécrétion une fois achevés.

Il résulte des données cytologiques et histochimiques que le *classement en séries*, proposé et commenté précédemment (fig. XXII), ne saurait représenter une véritable filiation. En effet, dans chacune des « séries » constituées d'après l'anatomie des organes épidermoïdes, viennent s'insérer des glandes dont les produits de sécrétion présentent des différences importantes, morphologiques et histochimiques. C'est ainsi que la prise en considération des seuls caractères anatomiques conduit à aligner en une « série », les épaississements épidermiques lenticulaires de *Typhlops*,

Source : MNHN, Paris

les écailles glandulaires des Gekkonidés, les organes papillaires des Agamidés, les glandes margino-cloacales de *Leptotyphlops* et la glande dite sébacée du cloaque de *Sphenodon*. Or, l'évolution des cellules glandulaires au cours de la transformation holocrine conduit à ranger ces organes dans trois parmi les quatre catégories définies dans le paragraphe consacré aux cellules en dégénérescence. De même, le tableau V montre que la réactivité à

TABLEAU V. — **Affinités tinctoriales et caractères histochimiques des glandes épidermoïdes.**

	Érythrophilie		Cyanophilie		A P S		Tétrazoréaction		S H		S H + S S	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Replis épidermiques glandulaires	±	+	0	0	0	+	±	+	0	±	±	+
Glandes préanales *Coleonyx*	0	±	+	0	±	+					±	+
Glandes préanales *Blanus*	0	±	±	0	±	+						
Glandes fémorales *Lacerta* et *Tarentola*	±	±	0	0	+	+	±	+	0	0	+	+
Glandes préanales *Lialis*	+	±	0	0	0	0	+	±			+	+
Épaississements épidermiques lenticulaires	0		±	0	0	0	±	±	0	0	±	+
Écailles glandulaires	+	±	0	0	0	0	±	+	0	0	±	+
Organes papillaires	0	±	+	0	±	+	±	±	0	0	+	+
Glandes margino-cloacales	±	+	0	0	±	±	±	±	0	0	±	±
Glandes sébacées *Sphenodon*	0	0	+	+	+	±	±	+	0	0	+	+
Glandes anales	±	+	0	0	±	±	±	+	±	±	+	+

A – Couche de cellules polyédriques.

B – Cellules en cours de desquamation, ou feutrage, ou produit de sécrétion dans le canal excréteur.

Le signe 0 indique une réaction entièrement négative, le signe ± une réaction modérément positive, le signe + une réaction fortement positive.

l'APS des produits élaborés va, suivant les termes de la « série », du résultat entièrement négatif au résultat fortement positif. Les mêmes considérations sont valables à propos de la deuxième « série ». Seules, les glandes anales des Ophidiens présentent une réelle uniformité et des partieularités qui les séparent nettement de tous les autres types de glandes épidermoïdes. Rappelons à ce sujet la constance des glandes anales qui existent, dans les deux sexes, chez tous les Ophidiens étudiés à ce jour. Il n'en est pas du tout de même en ce qui concerne les autres glandes épidermoïdes dont la variabilité suivant le sexe, les familles et même les genres, est bien connue.

Source : MNHN, Paris

Les rapports des glandes épidermoïdes des Lépidosauriens avec les glandes cutanées des autres Vertébrés ont été discutés par un petit nombre d'auteurs; la plupart des opinions exprimées à ce sujet l'ont été à propos de la phylogénèse des glandes cutanées des Mammifères, leurs auteurs mentionnant à peu prés uniquement les glandes fémorales typiques des Lacertidés. C'est de la glande uropygienne des Oiseaux et des glandes sébacées des Mammifères que les auteurs auxquels nous faisons allusion ont rapproché les glandes fémorales.

Il faut reconnaître que les seules données de l'anatomie microscopique incitent à faire ce rapprochement. En effet, les trois types de glandes que nous venons de mentionner sont polyptyches au sens de SCHAFFER (1930), l'épithélium sécréteur étant stratifié. En outre, toutes trois fonctionnent suivant le mode holocrine. On comprend ainsi que des auteurs tels que BRINKMANN (1923), EGGELING (1931), ESTHER (1938) aient tenu compte de cette interprétation.

Il n'en est pas moins vrai que cette mise en parallèle ne résiste pas á un examen plus serré. Une première donnée, d'ordre anatomique et bien mise en lumière par GEGENBAUR (1898), suffit pour interdire l'assimilation en question. En effet, les glandes sébacées des Mammifères ont des rapports intimes avec les phanères, notamment avec le système pileux; ces rapports existent au cours de l'ontogenèse, même dans les cas où la glande sébacée achevée n'est plus rattachée à un poil. EGGELING (1931) en déduit, à juste titre, l'impossibilité d'assimiler réellement les glandes sébacées des Mammifères á des glandes cutanées d'autres Vertébrés.

Les caractères histologiques du produit de sécrétion distinguent nettement les glandes épidermoïdes des Lépidosauriens des glandes sébacées des Mammifères et de la glande uropygienne. En effet, des grains de sécrétion acidophiles sont fréquents dans les glandes épidermoïdes des Reptiles étudiés ici, rares dans la glande uropygienne et absents dans les glandes sébacées. En outre, le produit de sécrétion des glandes sébacées contient avant tout des lipides (voir MONTAGNA, 1962; GABE, 1965, pour la bibliographie); il en est de même de celui de la glande uropygienne (voir ESTHER, 1938, pour la bibliographie); il résulte de notre description que les lipides figurés sont, au contraire, absents dans les glandes fémorales des Lacertidés et on comprend mal qu'ESTHER (1938) ait maintenu leur mise en parallèle avec la glande uropygienne. La recherche des lipides figurés donne, certes, des résultats positifs dans le cas de la glande anale des Ophidiens, mais l'examen des préparations montre que ceux-ci ne représentent qu'une petite partie du produit de sécrétion.

En réalité, et malgré une certaine variabilité des caractéres histochimiques (voir tableau V), le produit de sécrétion des glandes épidermoïdes présente une incontestable homogénéité. Du point de vue morphologique, sa genèse suivant le mode holocrine, par transformation totale de cellules qui s'aplatissent progressivement, se traduit par sa structure lamellaire. Des protides y sont très largement représentés et le résultat positif de la tétrazoréaction, ainsi que celui de la recherche des groupes disulfure, en témoignent. Nous avons rappelé ci-dessus l'absence ou la rareté des lipides figurés; quant aux constituants glucidiques habituels des produits de sécrétion, l'absence de mucopolysaccharides acides peut être affirmée. La réactivité de ce produit de sécrétion à l'APS est très variable et sa signification doit être discutée. On sait, en effet, que certains amino-acides

Source : MNHN, Paris

sont APS-positifs et les cas de forte réactivité signalés dans le tableau pourraient traduire leur présence; il n'en est pas moins vrai que, seules, des réactions complémentaires que nous n'avons pas pu pratiquer pour des raisons d'ordre matériel, permettraient de formuler un avis définitif quant à la présence éventuelle, dans certains de ces produits, de mucopolysaccharides neutres ou de glycoprotéines au sens large du terme.

L'étude histologique des glandes épidermoïdes des Reptiles n'apporte, en somme, aucun argument véritable en faveur d'un rapprochement avec la glande uropygienne des Oiseaux ou les glandes sébacées des Mammifères.

La portée taxonomique de l'étude d'un certain nombre de glandes épidermoïdes chez les Lépidosauriens ne doit pas être exagérée. Il y a lieu d'insister, toutefois, sur la constance des glandes anales chez tous les Ophidiens, y compris les Typhlopidés dont la position systématique fait l'objet de discussions. Dans le même ordre d'idée, rappelons que les glandes préanales, bien connues chez de nombreux Sauriens, n'existent pas chez les Anguimorpha étudiés ici, mais se trouvent chez certains Amphisbéniens. Les différences de structures des glandes épidermoïdes chez les Typhlopidés, d'une part, les Leptotyphlopidés, d'autre part, correspondent bien à tout un ensemble de caractères distinctifs des deux familles. Il n'en est pas moins vrai que l'apport de l'histologie des glandes épidermoïdes à la classification et à la phylogenèse des Lépidosauriens paraît, dans l'ensemble, des plus réduits.

Il convient de signaler la possibilité d'un rapport entre la vie hypogée et la présence d'un type particulier de glandes épidermoïdes. En effet, les Scincidés, Feylinidés, Anniellidés et Typhlopidés examinés en vue de ce travail sont tous pourvus de petites glandes épidermoïdes (épaississements épidermiques lenticulaires, replis glandulaires épidermiques) non seulement dans la région cloacale, mais probablement sur toute la surface du corps. Présentes uniquement chez des animaux plus ou moins fouisseurs, ces glandes n'existent pas obligatoirement en fonction de ce genre de vie, puisqu'elles font défaut chez les Amphisbéniens et chez les Leptotyphlopidés.

L'interprétation des glandes épidermoïdes dans le cadre général de l'évolution de l'épiderme chez les Vertébrés doit tenir compte des deux potentialités évolutives de la cellule épidermique, à savoir la kératinisation et la stéatose. C'est à l'épanouissement de cette dernière potentialité que correspondent la glande uropygienne des Oiseaux et les glandes sébacées des Mammifères. Comme nous l'avons rappelé ci-dessus, il n'en est pas de même dans le cas des glandes épidermoïdes des Lépidosauriens, où les produits de sécrétion lipidiques sont rares ou absents. Ces glandes représentent, avec des modalités diverses, l'épanouissement de la seconde modalité, la kératinisation.

Certaines formations qui ne méritent pas le nom de « glande », à savoir les hémipénis, les sacs post-anaux des Gekkonidés et les formations rétro-cloacales décrites chez les Typhlopidés et les Leptotyphlopidés, représentent des exemples de kératinisation peu différente de celle de l'épiderme, mais pouvant se faire avec des modalités diverses. Dans certains cas, seule la minceur du *stratum corneum* et la précocité de la desquamation cellulaire distinguent ces structures de l'épiderme banal. Dans d'autres cas, plusieurs populations cellulaires apparaissent à l'examen histolo-

Source : MNHN, Paris

gique des couches non encore kératinisées; il peut s'agir, soit de cellules « claires », différentes des éléments habituels du *stratum spinosum*, cellules dont la signification reste á élucider, soit de cellules qui subissent la kératinisation sans s'aplatir et forment ainsi les petits piquants cornés de la surface de l'hémipénis. Rappelons que l'étude histochimique des protides sulfhydrilés montre, dans ces organes, une évolution comparable á celle des mêmes composés dans l'épiderme.

Parmi les glandes épidermoïdes au sens strict du terme, les sacs anaux des Ophidiens se rapprochent de l'épiderme banal par la présence de protides sulfhydrilés directement accessibles á la détection histochimique. Ils en diffèrent par la présence d'un produit de sécrétion abondant, contenant des lipides, l'importance de la desquamation épithéliale et la consistance pâteuse du produit de sécrétion une fois achevé.

Dans les autres glandes épidermoïdes, les fonctions sulfhydriles directement décelables ont complétement disparu, alors que la détection des protides sulfhydrilés totaux montre la présence d'une quantité importante de cystine, amino-acide á pont disulfure. Ce dernier composé est décelable dés la mise en place des produits de sécrétion figurés ou dés l'apparition des signes morphologiques de l'hyalinose cytoplasmique. De ce fait, on est amené á postuler la formation, par un mécanisme biochimique différent de la kératinisation épidermique, de produits qui, une fois achevés, ont la plupart des caractères morphologiques et histochimiques de la kératine.

De toute maniére, l'interprétation définitive des glandes épidermoïdes des Lépidosauriens nécessiterait l'étude chimique de leurs produits de sécrétion.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS C. W. M. (1956). — A strieter interpretation of the ferric ferricyanide reaction with particular reference to the demonstration of protein-bound sulphydryl and disulfide groups. *J. Histochem. Cytochem.*, 4 : 23-35.

ABRAHAM A. (1930). — Über die Scheukeldrüsen der Archaeo-und Neolacerten. *Stud. zool. Budapest*, 1 : 204-225.

AOTA S. (1940). — A histological study of the integument of a blind snake, *Typhlops braminus* (Daudin), with special reference to the sense organs and nerve ending. *J. Sci. Hiroshima Univ., Zool.*, 7 : 193-207.

BAILEY J. W. (1928). — A revision of the Lizards of the genus *Clenosaura*. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, n° 2 733, 73 : 1-55.

BATELLI (1880). — Cité d'après FÉLIZET (1911).

BOULENGER G. A. (1885). — Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History). Vol. I-III, London.

BRAUN (1890). — Cité d'après FÉLIZET (1911).

BREYER H. (1929). — Über Hautsinnesorgane und Häutung bei Lacertilien. *Zool. Jhb., Anat.*, 51 : 549-580.

BRINKMANN A. (1912). — Die Hautdrüsen der Säugetiere. *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.*, 20 : 1173-1231.

BRINKMANN A. (1923-1924). — Nachlese zu meinen Hautdrüsenuntersuchungen. *Bergens Mus. Aarbok.* N. R., n° 3.

COHN L. (1904). — Die Schenkeldrüsen des *Cnemidophorus lemniscatus* (Daud.). *Zool. Anz.*, 27 : 185-192.

DISSELHORST R. (1904). — *Männliche Geschlechtsorgane. Reptilien. Oppels Lehrbch. vergl. mikr. Anat. Wirbeltiere*, 4 : 60-89.

DUVERNOY (1768). — Cité d'après FÉLIZET (1911).

EDGREN R. A. (1942). — Copulatory adjustement in snakes and its evolutionary implications. *Copeia*, 162-164.

EGGELING H. von (1914). — Zur Phylogenie der sog. Schenkelporen. *Jena Z. Naturw.*, 51 : 123-162.

EGGELING H. von (1931). — *Hautdrüsen. Hdbch. vergl. Anat. Wirbeltiere*, 1 : 633-682.

EGGERT B. (1935 *a*). — Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsen-Schilddrüse. 1. *Z. wiss. Zool.*, 147 : 205-262.

EGGERT B. (1935 *b*). — Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsen-Schilddrüse. 2. *Z. wiss. Zool.*, 147 : 537-594.

EGGERT B. (1936). — Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsen-Schilddrüse. 3. *Z. wiss. Zool.*, 148 : 221-260.

ESTHER K. H. (1938). — Über Bau, Entwicklung und Funktion der Bürzeldrüse der Tauben. *Morphol. Jhb.*, 82 : 321-363.

FAURE Ch. (1920 *a*). — Sur la structure des piquants du pénis chez *Vipera aspis*. *C. R. Soc. Biol.*, 83 : 284-285.

FAURE Ch. (1920 *b*). — Sur les premiers développements des piquants du pénis chez *Vipera aspis*. *C. R. Soc. Biol.*, 83 : 332-335.

FÉLIZET J. (1911). — Recherches sur les glandes fémorales de *Lacerta muralis*. *J. Anat. Physiol.*, 47 : 333-370.

FLEISCHMANN et *al.* (1900-1906). — Voir UNTERHÖSSEL (1902).

FOX W. (1956). — Seminal receptacles of snakes. *Anat. Rec.*, 124 : 519-533.

Source : MNHN, Paris

Fox W. (1963). — Special tubules for sperm storage in female lizards. *Nature*, 198 : 500-501.

Fox W. et Dessauer H. C. (1962). — The single right oviduct and other urogenital structures of female *Typhlops* and *Leptotyphlops*. *Copeia*; 590-597.

Gabe M. (1965). — *Le tégument des Mammifères et ses annexes*. Traité de Zoologie (sous presses), T. XVI. Masson et Cie., Paris.

Gabe M. et Martoja M. (1957). — Une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. Micr. appl.*, 7 : 50-54.

Gabe M. et Saint Girons H. (1964). — *Contribution à l'histologie de Sphenodon punctatus* Gray. Éditions du C. N. R. S., Paris.

Gegenbaur C. (1898). — *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Engelmann, Leipzig.

Gerhardt U. (1937). — *Kloake und Begattungsorgane. Hdbch. vergl. Anat. Wirbeltiere*, 6 : 267-350.

Goslar H. G. (1958). — Beiträge zum Häutungsvorgang der Schlangen. 1. Mitteilung. *Acta Histochem.*, 5 : 182-212.

Goslar H. G. (1964). — Beiträge zum Häutungsvorgang der Schlangen. 2. Mitteilung. *Acta Histochem.*, 17 : 1-60.

Grant C. (1931). — The Sphaerodactyls of Porto Rico, Culebra and Mona Island. *J. Dep. Agric. Porto Rico*, 15 : 199-213.

Guibé J. (1948). — Contribution à l'étude de l'appareil génital des Typhlopidas (Ophidiens). *Bull. Soc. Zool. France*, 73 : 224-228.

Haas G. (1932). — Über drüsenähnliche Gebilde der Epidermis am Kopfe von *Typhlops braminus*. *Z. Zellforsch*, 16 B : 745-752.

Hayeck (1893). — Cité d'après Félizet (1911).

Inger R. I. et Marx H. (1962). — Variation of hemipenis and cloaca in the Colubrid snake *Calamaria lumbricoïdea*. *Systematic Zool.*, 11 : 32-38.

Lange B. (1931). — *Integument der Sauropsiden. Hdbch. vergl. Anat. Wirbeltiere*, 1 : 375-448.

Lereboullet A. (1851). — Recherches sur l'anatomie des organes génitaux chez les animaux vertébrés. *Acad. Caes. Leop. Nova Acata.*, 23.

Leydig F. (1872). — *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier*. Tubingen.

Linnaeus C. (1758). — *Systema naturæ*.

Montagna W. (1962). — *The structure and function of skin*. Academic Press, New York, 2e édition.

Maurer Fr. (1895). — *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge*. Engelmann, Leipzig.

Mowry R. W. (1956). — Alcian blue technics for histochemical study of acidic carbohydrates. *J. Histoch. Cytoch.*, 4 : 407-408.

Nakamura K. (1935). — On a new integumental poison gland found in the nuchal region of a snake *Natrix tigrina*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto* (B), 10 : 229-240.

Noble G. K. et Klingel G. C. (1932). — The Reptiles of great Inagua island, British West Indies. *Amer. Mus. Novit.*, n° 549 : 1-25.

Osawa G. (1897). — Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der *Halleria punctata*. *Arch. mikr. Anat.*, 49 : 113-226.

Pearse A. G. E. (1953). — *Histochemistry*. Churchill, London.

Pope C. H. (1941). — Copulation adjustement in Snakes. *Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist.*, 24 : 249-252.

Robb J. (1960). — The internal anatomy of *Typhlops* Schneider (Reptilia). *Austr. J. Zolo.*, 8 : 181-211.

Rothman St. (1954). — *Physiology and biochemistry of the skin*. Chicago Univ. Press., Chicago.

Saint Girons H. (1957). — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.), dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol.*, 91 : 281-350.

Saint Girons H. (1961). — Particularités anatomiques et histologiques de l'hypophyse chez les Squamata. *Arch. Biol.*, 72 : 211-299.

Saint Girons H. (1962). — Présence de réceptacles séminaux chez les Caméléons. *Beaufortia*, 9 : 165-172.

Source : MNHN, Paris

SCHAEFER F. (1902). — Über die Schenkeldrüsen der Eidechsen. *Arch. Naturgesch.*, 68 : 27-64.

SCHAFFER J. (1927). — Zur Einteilung der Hautdrüsen. *Anat. Anz.*, 53 : 353-372.

SCHAFFER J. (1930). — Zur Phylogenese der Talgdrüsen. *Z. mikr. Anat. Forsch.*, 22 : 579-590.

SCHAFFER J. (1940). — *Die Hauldrüsenorgane der Säugetiere.* Urban et Schwarzenberg, Berlin et Wien.

SMITH M. A. (1938). — The nucho-dorsal glands of snakes. *Proc. Zool. Soc.*, London, B, 108 : 575-583.

TAYLOR E. H. et LEONARD A. B. (1956). — Concerning the relationship of certain neotropical Gekkonid lizard genera, with comments on the microscopic structure of their scales. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 38 : 1019-1029.

TOKURA Y. (1933). — Histological studies on the dermat function, with special reference to the change of colour in *Gecko japonicus*. *J. Sci. Hiroshima Univ.*, B, 7 : 105-127.

TOLD F. (1905). — Beiträge zur Kenntnis der drüsenartigen Epidermoidalorgane der Eidechsen. *Arb. Zool. Inst. Wien*, 15 : 119-154.

UNTERHÖSSEL P. (1902). — Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten : die Eidechsen und Schlangen. *Morph. Jhb.*, 30 : 541-581.

VOLSØE H. (1944). — Structure and seasunal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spol. Zool. Mus. Haun. Copenhagen*, 5 : 7-171.

WOEPKE K. (1931). — Die Kloake und die Begattungsorgane der männlichen Zauneidechse (*Lacerta agilis* L.). *Jena Z. Naturwiss.*, 65 : 275-317.

YASUMA A. et ICHIKAWA T. (1953). — Ninhydrin-Schiff and alloxan-Schiff staining. *J. Lab. clin. Med.*, 41 : 296-299.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Toutes les planches ont été réduites au clichage d'environ 1 5.
Les grossissements indiqués dans les légendes doivent être multipliés par 0,785.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

FIG. 1. Coupe parasagittale à travers le rhaquis de *Feylinia currori* femelle. Fixation par le liquide de Dahni, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigo-carmin. Remarquer de haut en bas et de gauche à droite le rein, juste au-dessous de lui les glandes uropédales, le tubercule génital et l'urètère, ensuite la région anale, l'urodéum et le proctodéum. La lumière de l'urodéum dessine vers la gauche, au-dessous des glandes uropédales, le sinus génital.

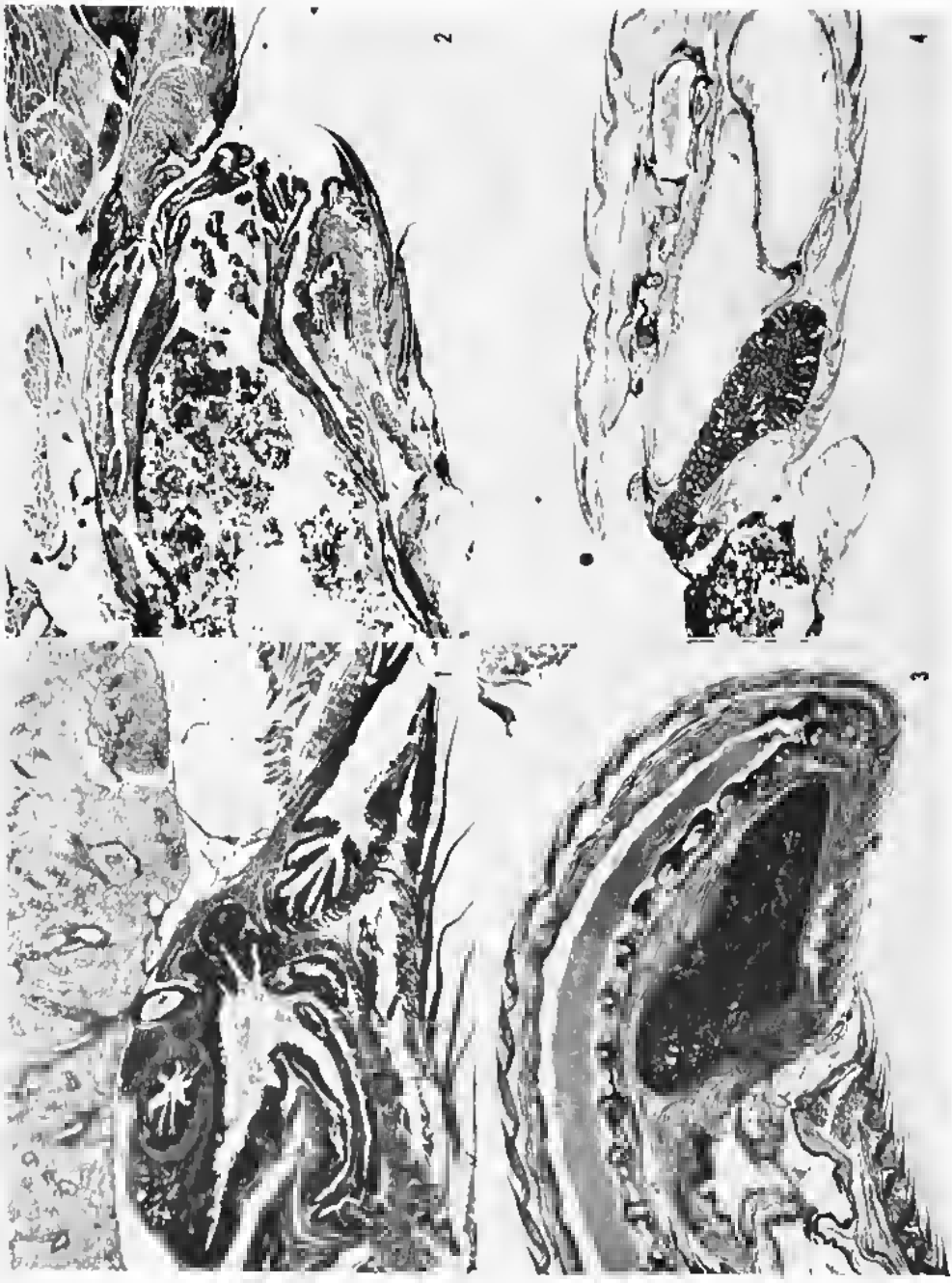
FIG. 2. Coupe sagittale du rhaquis d'un mâle d'*Anilella pulchra* en cours de défécation. Dahni, trichrome en un temps. Remarquer le déplacement dans le sens caudal de l'intestin terminal; la région anale, dévaginée, ailleurs au plagiotrème. L'écaille anale apparaît dans la partie inférieure droite de la figure.

FIG. 3. Coupe sagittale du rhaquis et de la queue d'un mâle de *Typhlops vermicularis*. Même technique que la figure 1. Remarquer, dans la partie gauche du cliché, le sphincter anal, le faible développement de l'urodéum; la glande cloacale, impaire et médiane, occupe la majeure partie de la queue.

FIG. 4. Coupe sagittale de la partie proximale de la queue d'un mâle de *Leptotyphlops dulcis*. Même technique que la figure 1. Remarquer de gauche à droite la glande margino-cloacale, la glande cloacale et les glandes anales; ces dernières, paires et latérales, apparaissent sur la coupe sagittale en raison de leur trajet sinueux.

N.B. - L'orientation des figures de cette planche est identique à celle des dessins au trait insérés dans le texte.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. JM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Proctodaeum; urodaeum. Fixations par le liquide de Halmi; réaction à l'APS-hémalun-safranine de Groat-picro-indigocarmin.

FIG. 5. — Proctodaeum d'une femelle de *Gekkonoides variegatus*. Grossissement 600 diamètres. Remarquer à gauche l'épithélium stratifié à cuticule superficielle muqueuse, à droite l'épithélium malpighien qui tapisse le tiers postérieur du proctodaeum.

FIG. 6. — Proctodaeum de *Gekkonoides tristidellus* femelle. Grossissement 150 diamètres. Remarquer l'épithélium stratifié riche en mucopolysaccharides dans la partie inférieure gauche, l'épithélium malpighien dans la partie supérieure gauche, les glandes cloacales dans la partie supérieure droite.

FIG. 7. — Coupe du proctodaeum de *Lacerta muralis* femelle. Même grossissement que figure 6. Remarquer la zone de transition entre l'épithélium malpighien qui recouvre la plus grande partie du proctodaeum (en haut et en bas à droite) et l'épithélium muqueux stratifié qui tapisse l'extrémité antérieure du proctodaeum, l'urodaeum ventral et la région anale (en bas à gauche).

FIG. 8. — Proctodaeum d'un mâle de *Natrix maura*. Même grossissement que figure 6. En haut et à droite épiderme de la région anale; en bas et à droite, épithélium malpighien de la région caudale du proctodaeum.

FIG. 9. — Détail de la même préparation que la figure 8. Grossissement 375 diamètres. Passage de la muqueuse malpighienne à l'épithélium stratifié muciparc de la zone moyenne du proctodaeum.

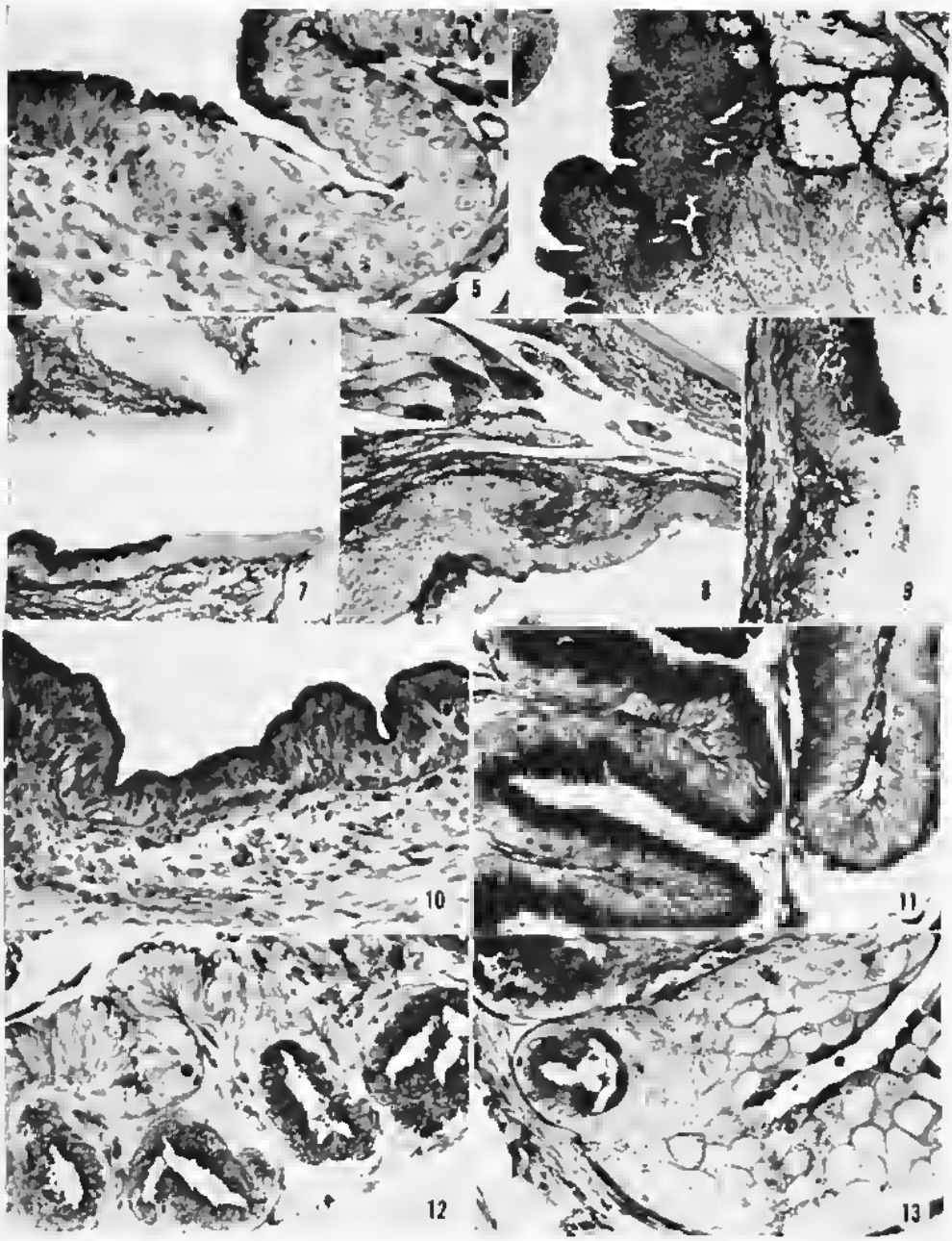
FIG. 10. — Urodaeum dorsal d'un mâle de *Stellagama asperrima*. Grossissement 375 diamètres. Remarquer l'épithélium bistratifié à cuticule superficielle muciparc, caractéristique de l'urodaeum des mâles.

FIG. 11. — Région anale (à gauche) et urodaeum latéral (à droite) d'une femelle d'*Heteronotia binoei*. Grossissement 375 diamètres. Remarquer l'abondance des mucopolysaccharides acides dans la cuticule superficielle de l'épithélium qui recouvre la région anale.

FIG. 12. — Urodaeum dorsal et glandes urodéales d'une femelle de *Gekkonoides decorsei*. Grossissement 375 diamètres. Remarquer l'épaisseur de l'épithélium et la rareté relative des mucopolysaccharides acides, qui sont, au contraire, très abondants dans les glandes urodéales.

FIG. 13. — Même préparation que la figure 11, urodaeum dorsal et glandes urodéales. Grossissement 375 diamètres. Remarquer la hauteur considérable de l'épithélium, l'important développement de la couche à cellules polyédriques, la rareté relative des mucopolysaccharides acides. La partie droite de la figure 11 représente la région de transition de la zone anale à l'urodaeum dorsal.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Urulaeum dorsal des lamelles et glandes uropédales. Fixation par le liquide de Halmi, réaction à l'APS-hématoxyline de Gomori-périodique uniforme pour toutes les figures, à l'exception de la figure 20, colorée par le trichrome en un temps. Grossissement 375 diamètres pour toutes les figures, sauf les figures 20 et 21, pour lesquelles il est de 600 diamètres.

Fig. 14. *Haplodactylus punctatus*. Remarquer la présence, en quantité notable, de mucopolysaccharides acides dans les couches superficielles; les glandes uropédales apparaissent à gauche.

Fig. 15. *Xantusia vigilis*. Les glandes uropédales sont représentées par le fond de replis épithéliaux, les languettes épithéliales épaisses qui remplissent entre eux ces replis étant dépourvues de mucopolysaccharides acides à l'exception de la couche superficielle.

Fig. 16. *Anolis sagrei*. Les plis épithéliaux sont moins profonds que chez *Xantusia*, mais l'épithélium qui tapisse leurs sommets est, lui aussi, stratifié et pauvre en mucopolysaccharides acides. A l'extrême gauche l'urodaeum ventral.

Fig. 17. *Phrynosoma m'callii*. Présence de très nombreux replis qui remplissent presque entièrement la lumière uropédale et qui sont recouverts d'une seule assise de grands mucocytes prismatiques, pauvres en produit de sécrétion.

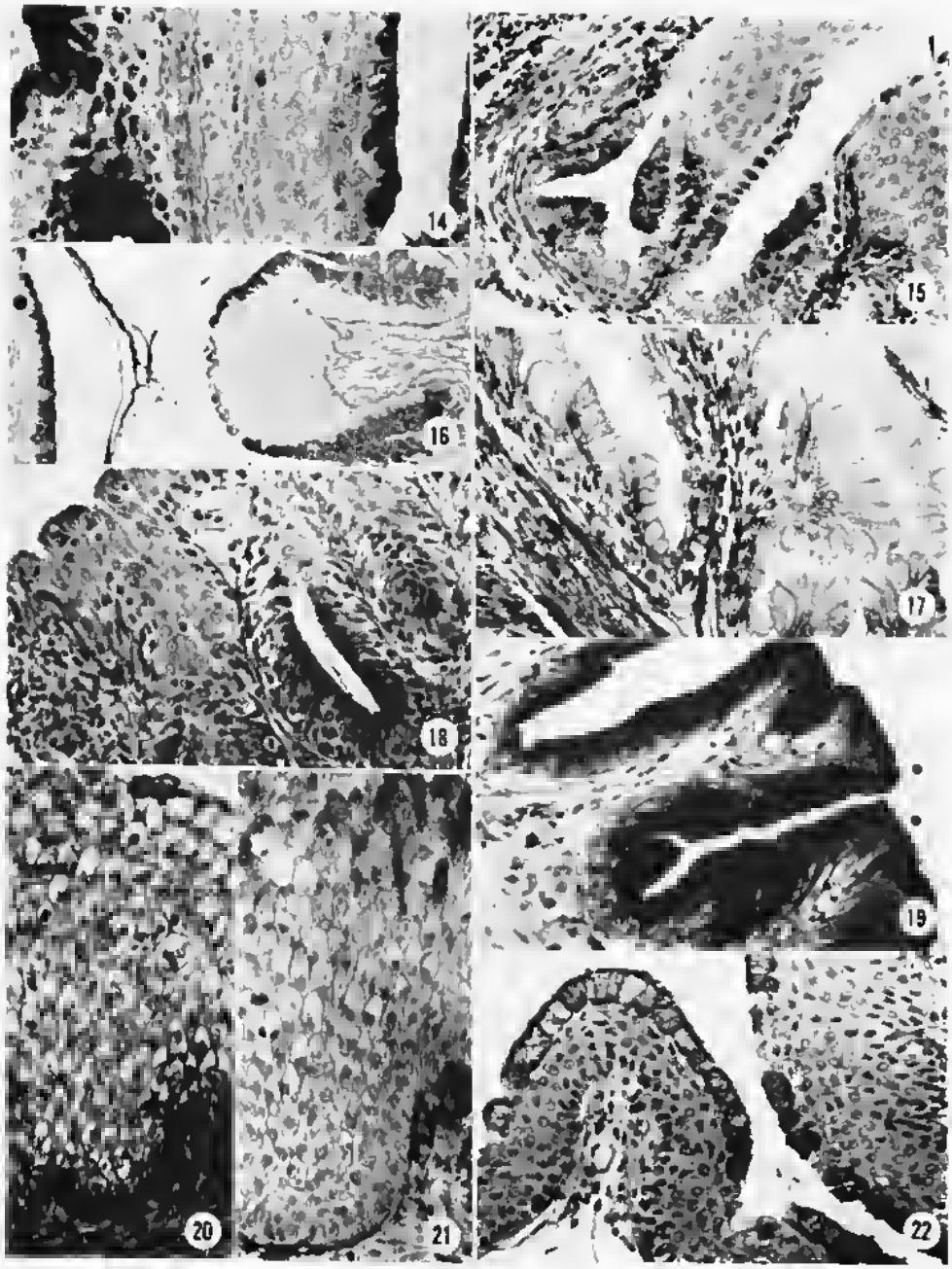
Fig. 18. *Dipsosaurus dorsalis*. L'épithélium urodéal, pauvre en mucopolysaccharides, apparaît en haut et à gauche. Une glande uropédale est visible dans la partie inférieure droite du cliché.

Fig. 19. *Cnemidophorus exsanguis*. Épithélium peu épais, très riche en mucopolysaccharides acides; absence de glandes uropédales.

Fig. 20 et 21. *Chamaeleo basiliscus*. Remarquer le produit de sécrétion acidophile (fig. 20) et son évolution ainsi que l'apparition, dans les couches superficielles, de mucopolysaccharides acides (fig. 21).

Fig. 22. *Chalcides mionecton*. Remarquer la couche superficielle de mucocytes prismatiques.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Urodaeum dorsal des femelles et glandes urodéales; tube vaginal. Fixation par le liquide de Halmi, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin, à l'exception de la figure 29, colorée par l'hémalun-éosine et de la figure 30, colorée par le trichrome en un temps.

FIG. 23. — *Feylinia currori*. Grossissement 375 diamètres. Remarquer, dans l'angle supérieur gauche de la figure, les glandes urodéales dépourvues de mucopolysaccharides acides et contenant un produit de sécrétion acidophile. L'épithélium urodéal comporte surtout de grandes cellules prismatiques, pauvres en produit de sécrétion.

FIG. 24. — *Lacerta muralis*. Remarquer l'épaisseur de l'épithélium et la densité des mucopolysaccharides acides dès les couches moyennes; noter l'absence de glandes urodéales.

FIG. 25. — *Varanus griseus*. L'épithélium urodéal, stratifié, se continue dans les glandes urodéales, qui paraissent en être de simples replis.

FIG. 26. — *Gerrhonotus multicarinatus*. L'épithélium urodéal est assez proche de celui de *Varanus*; les glandes urodéales apparaissent dans la partie droite du cliché; elles sont bien différentes de l'épithélium urodéal.

FIG. 27. — Tube vaginal de *Morelia spilotes*, dans la zone de jonction avec l'urodéum. Remarquer l'épithélium pseudostratifié, à cellules muqueuses et ciliées, du tube vaginal (en haut et à gauche) ainsi que l'épithélium mucipare du fond du sinus génital (en bas et à droite).

FIG. 28. — Région moyenne de l'urodaeum dorsal de *Macroprotodon cucullatus*. Passage de l'épithélium stratifié dont les zones profondes rappellent une muqueuse malpighienne (en haut) à l'épithélium pseudostratifié mucipare qui recouvre le fond du sinus génital (en bas); à ce niveau il n'existe pas encore de cellules ciliées.

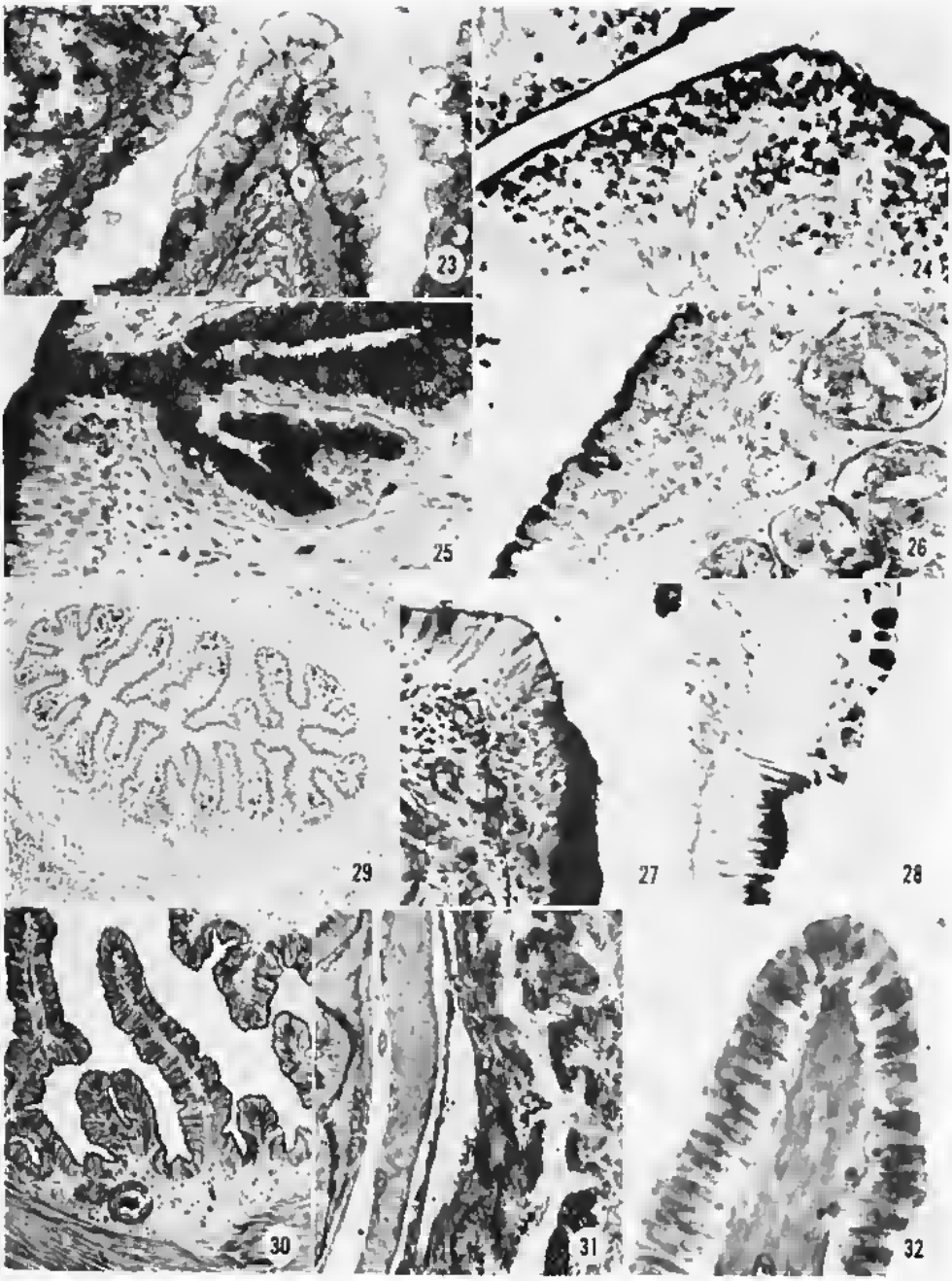
FIG. 29. — Tube vaginal d'*Hoplodactylus pacificus*. Grossissement 150 diamètres. Remarquer les spermatozoïdes dans les replis épithéliaux.

FIG. 30. — Tube vaginal de *Chamaeleo lateralis*. Même grossissement que la figure 29. Remarquer, dans la partie inférieure du cliché, un réceptacle séminal rempli de spermatozoïdes.

FIG. 31. — Région utéro-vaginale de *Sceloporus graciosus*. Même grossissement que la figure 29. La paroi intestinale apparaît au bord gauche du cliché. Remarquer les spermatozoïdes dans la lumière de la poche utéro-vaginale moulée sur l'intestin.

FIG. 32. — Tube vaginal de *Cerastes vipera*. Grossissement 375 diamètres. Remarquer les cellules mucipares et ciliées qui recouvrent l'axe conjonctivo-musculaire de la frange que forme la paroi.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

Intestin, vessie, canal de Wolff. Fixations par le liquide de Halmi, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin, à l'exception de la figure 31, colorée par le trichrome en un temps. Grossissements 375 diamètres, à l'exception de la figure 30 (600 diamètres) et 11 (100 diamètres)

Fig. 33. — Intestin terminal de *Sphenodon punctatus* femelle. Remarquer l'épithélium stratifié dont l'assise superficielle rompue uniquement des mucocytes.

Fig. 34. — Intestin terminal de *Coleonyx variegatus* mâle. Épithélium simple et prismatique, riche en mucocytes et renfermant, en outre, des cellules prismatiques non mucipares ainsi que des cellules « claires ».

Fig. 35. — Intestin terminal de *Typhlops punctatus*. Épithélium prismatique, pseudo-stratifié, rompant exclusivement des mucocytes.

Fig. 36. — Intestin terminal de *Natrix natrix* mâle. Épithélium pseudostratifié rompant, à côté de cellules prismatiques, mucipares, des cellules ciliiformes.

Fig. 37. — Épithélium vésical de *Sphenodon punctatus*, femelle. Remarquer la stratification et les mucocytes superficiels.

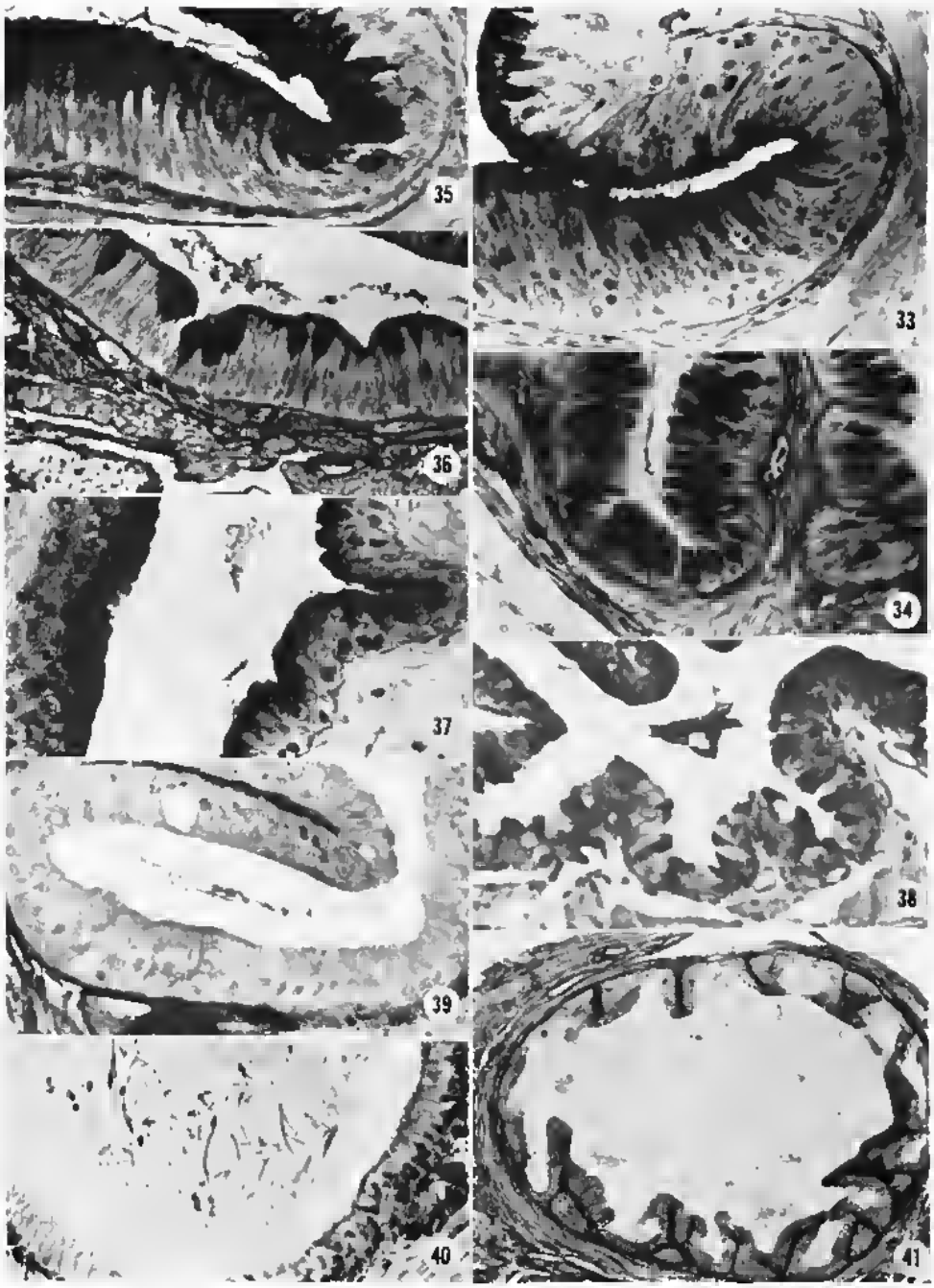
Fig. 38. — Épithélium vésical de *Coleonyx variegatus* femelle. Remarquer les cellules ciliées.

Fig. 39. — Canal de Wolff de *Murena spilotes* femelle. Remarquer l'épithélium prismatique et la structure des formations présentes dans la lumière; la coupe passe par la région moyenne du canal.

Fig. 40. — Même formation, coupe à proximité de la jonction avec l'uretère. Remarquer l'abondance des formations contenues dans la lumière.

Fig. 41. — Vue d'ensemble de la même coupe que la figure 39. Remarquer les plis épithéliaux.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Uretère, canal déférent, glandes cloacales. Fixations par le liquide de Halmi.

Fig. 12. — Uretère de *Morelia spilotes*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin; grossissement 150 diamètres. Remarquer la richesse de l'épithélium en mucopolysaccharides acides, ainsi que la grande taille du conduit.

Fig. 13. — Uretère de *Natrix maura* mâle. Même technique que la figure 12, grossissement 375 diamètres. Remarquer le profil étoilé de la lumière et la faible quantité de mucopolysaccharides dans l'épithélium.

Fig. 14. — Canal déférent de *Lygosoma lineolatum*. APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin; grossissement 600 diamètres. Remarquer la desquamation épithéliale au sommet des plis.

Fig. 15. — Canal déférent d'*Œdura lesueuri*. APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin; grossissement 375 diamètres. Aspect représentatif du canal déférent chez la plupart des Lépidosauriens.

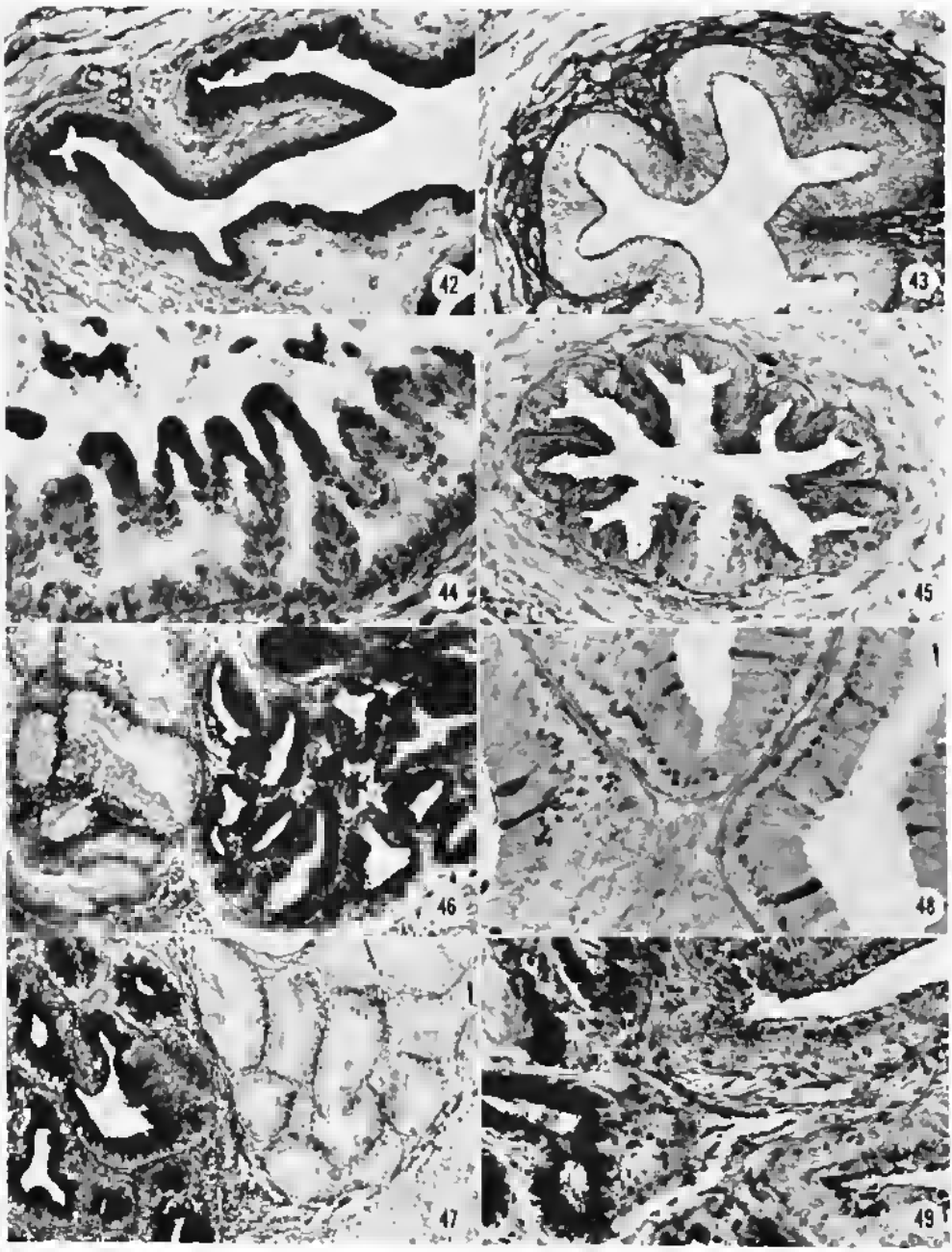
Fig. 16. — Glandes cloacales du même individu que la figure 15. Variante personnelle de la méthode de Cleveland-Wolfe, grossissement 150 diamètres. Remarquer, à gauche, la glande ventrale (muqueuse) et des tubes glandulaires (séreux) correspondant à la glande dorso-latérale apparaissent à droite.

Fig. 17. — Coupe voisine de la précédente; réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Même grossissement que la figure 16. Remarquer la forte réactivité du produit de sécrétion des tubes muqueux (à gauche).

Fig. 18. — Glande cloacale ventrale d'*Hoplodactylus pacificus* (femelle). Bleu alcian-APS, grossissement 600 diamètres. Remarquer la présence, dans la plupart des cellules, de petites mottes juxta-nucléaires colorées par le bleu alcian; tout le corps de rares cellules est rempli d'un produit doué de la même affinité tinctoriale (cliché pris avec écran orange).

Fig. 19. — Glande cloacale et épithélium proctodéal (à droite) de *Brookesia spectrum*. Même technique que la figure 17, grossissement 375 diamètres. Remarquer l'abondance du produit de sécrétion APS-positif.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Glandes cloacales. Fixations par le liquide de Halmi.

Fig. 50. — Glande cloacale dorsolatérale d'une femelle d'*Ophisaurus koellikeri*. Trichrome en un temps, grossissement 600 diamètres. Remarquer la coexistence de cellules érythrophiles, sombres, ainsi que de cellules cyanophiles, claires; les grains de sécrétion se détachent bien dans quelques cellules érythrophiles.

Fig. 51. — Glande cloacale de *Varanus griseus* mâle. APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin, grossissement 100 diamètres. Remarquer la compacité de glande et le faible développement du tissu conjonctif intertubulaire.

Fig. 52. — Glande cloacale ventrale d'*Uta stansburiana* (mâle). Même technique que la figure 51, grossissement 375 diamètres. Remarquer l'emplacement profond des cellules « séreuses », les cellules muqueuses, superficielles, rendant pratiquement virtuelle la lumière des tubes glandulaires.

Fig. 53. — Glande cloacale d'un mâle de *Lygosoma* [illegible]. APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin, grossissement 375 diamètres. Remarquer à droite la glande ventrale, muqueuse, à gauche la glande dorso-latérale, « séreuse ».

Fig. 54. — Coupe voisine de la précédente, variante personnelle de la méthode de Cleveland-Wolfe, 600 diamètres. La glande muqueuse apparaît à droite, la glande « séreuse » à gauche. Remarquer, dans cette dernière, les grains de sécrétion érythrophiles accumulés à l'apex des cellules.

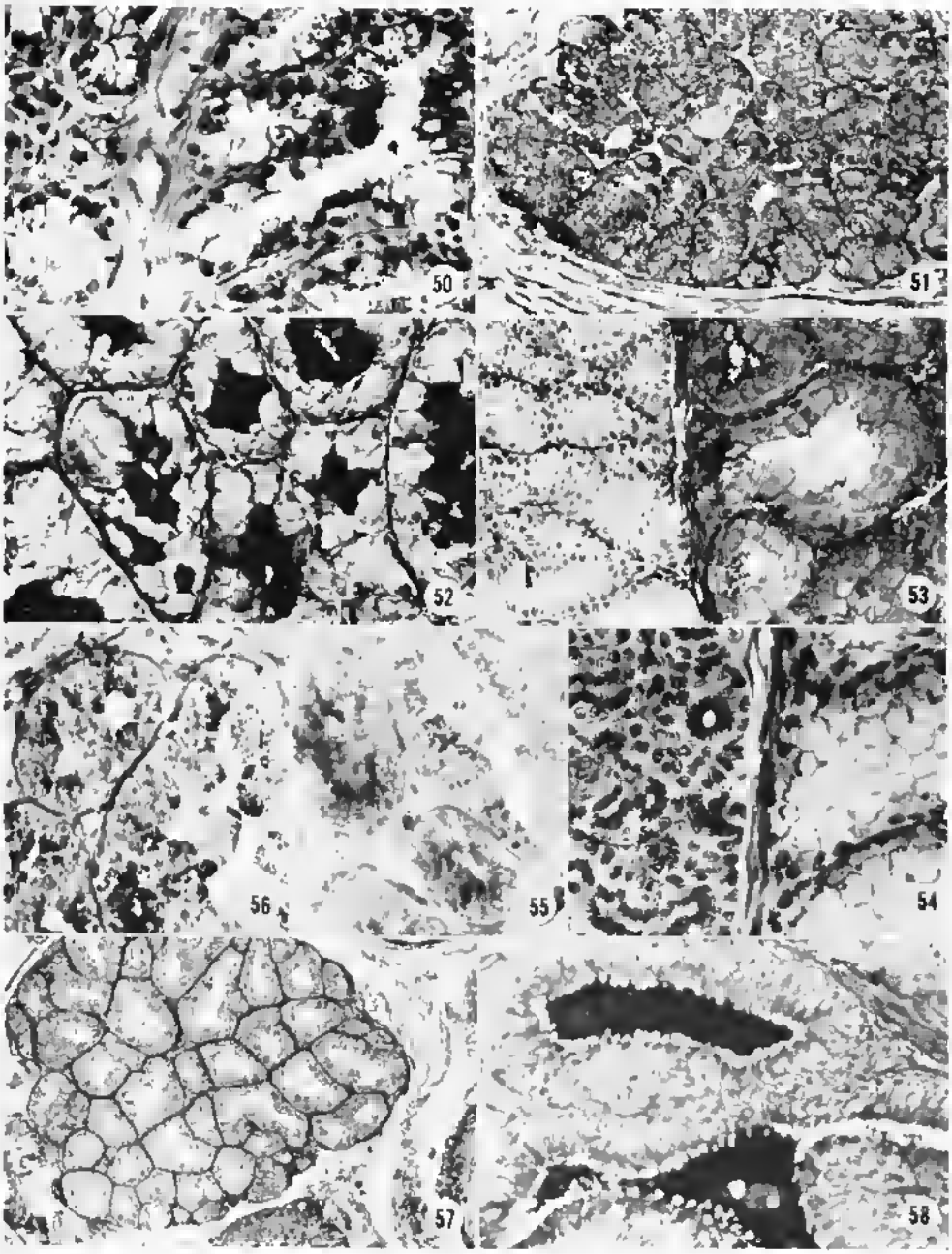
Fig. 55. — Glande cloacale d'une femelle de *Cnemidophorus tigris*. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 600 diamètres. Remarquer la forte réactivité des grains de sécrétion.

Fig. 56. — Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 600 diamètres. Remarquer la réactivité des grains de sécrétion.

Fig. 57. — Glande cloacale d'un mâle de *Natrix maura*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 100 diamètres. La coupe intéresse la région crâniale, la plus renflée, de l'organe. Remarquer l'étendue de la lumière des tubes.

Fig. 58. — Glande cloacale d'un mâle de *Bungarus fasciatus*. Réaction au ferricyanure ferrique après réduction des ponts disulfure, grossissement 375 diamètres. Remarquer la forte réactivité du produit de sécrétion qui remplit la lumière des tubes.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

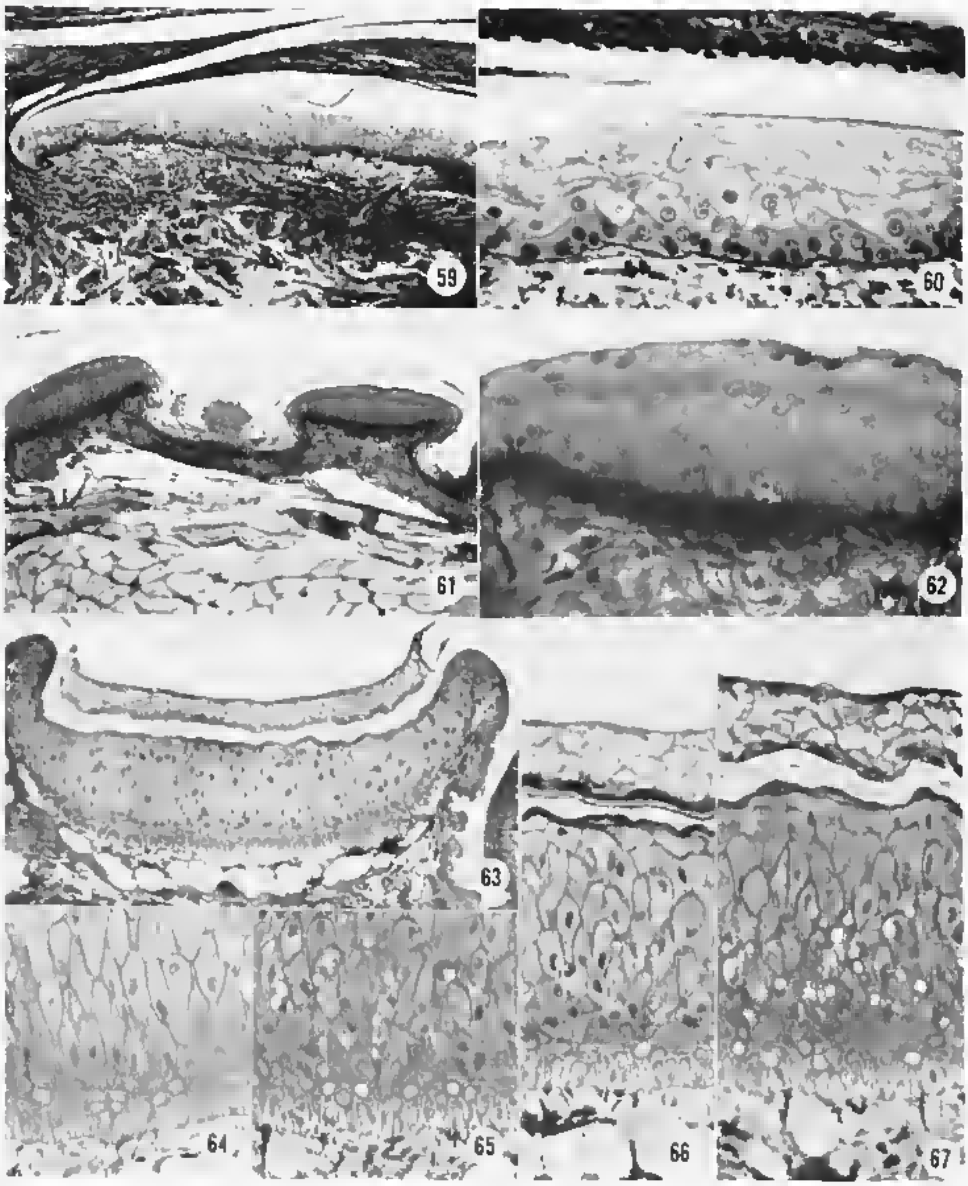
Épaississements épidermiques lenticulaires, écailles glandulaires.

FIG. 59 et 60. — Épaississements épidermiques lenticulaires de *Typhlops punctatus* coupés transversalement par rapport au cours de l'animal. Halmi, réactions à l'APS-hématoxyline de Gomori-picro-indigocarmin, grossissements 100 (fig. 59) et 375 (fig. 60) diamètres. Remarquer la couche basale, l'aspect « clair » des assises cellulaires sus-jacentes et le *stratum desquamans* superficiel.

FIG. 61 et 62. — Écailles glandulaires d'*Ophiura bessneri*. Halmi, trichrome en un temps. Grossissements 100 (fig. 61) et 375 (fig. 62) diamètres. Remarquer la mitose dans la couche basale, les assises cellulaires polyédriques et le *stratum intermedium* nettement caractérisé par l'orientation des noyaux.

FIG. 63 à 67. — Écailles glandulaires de *Tarentola mauritanica*. Halmi, grossissements 150 (fig. 63) et 375 (fig. 64 à 67) diamètres. La vue d'ensemble, colorée par la méthode à l'APS-hématoxyline de Gomori-picro-indigocarmin (fig. 63), la figure 66, colorée par la méthode de Mann et la figure 67, traitée par la tétrazo-réaction de Danielli montrent nettement les deux gonérations épidermiques. La figure 64, traitée par la méthode au ferricyanure ferrique sans réduction préalable et la figure 66, où les ponts disulfure ont été réduits avant cette réaction, montrent la pauvreté en cystéine et la présence d'une quantité appréciable de cystine.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU
MUSEUM
D'HIST.
NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Organes papillaires d'*Aquina bihroni*. Fixation par le liquide de Halmi, coupes transversales par rapport à l'axe du corps.

FIG. 68. — Vue d'ensemble, colorée par la réaction à l'AFS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 100 diamètres. Remarquer le cloisonnement de la partie basale de l'organe et la netteté de la limite de la couche superficielle, fortement AFS-positive.

FIG. 69 à 71. — Détails de la même préparation, 375 diamètres. Le passage du tégument banal à l'organe papillaire apparaît sur la figure 69 qui montre nettement le *stratum intermédium* avec l'orientation caractéristique des noyaux. Le *stratum basale* de l'organe apparaît sur la figure 70; la figure 71 montre les cellules de la couche polyédrique, riches en grains de sécrétion.

FIG. 72. — Détail d'une coupe voisine de la précédente. Coloration de Mann, grossissement 375 diamètres. Remarquer les grains de sécrétion.

FIG. 73. — Coupe voisine de la précédente, colorée par la gallocyanine. Grossissement 375 diamètres. Remarquer la présence d'une quantité notable de chromolipides dans la couche basale et la rareté de ces composés dans la couche polyédrique.

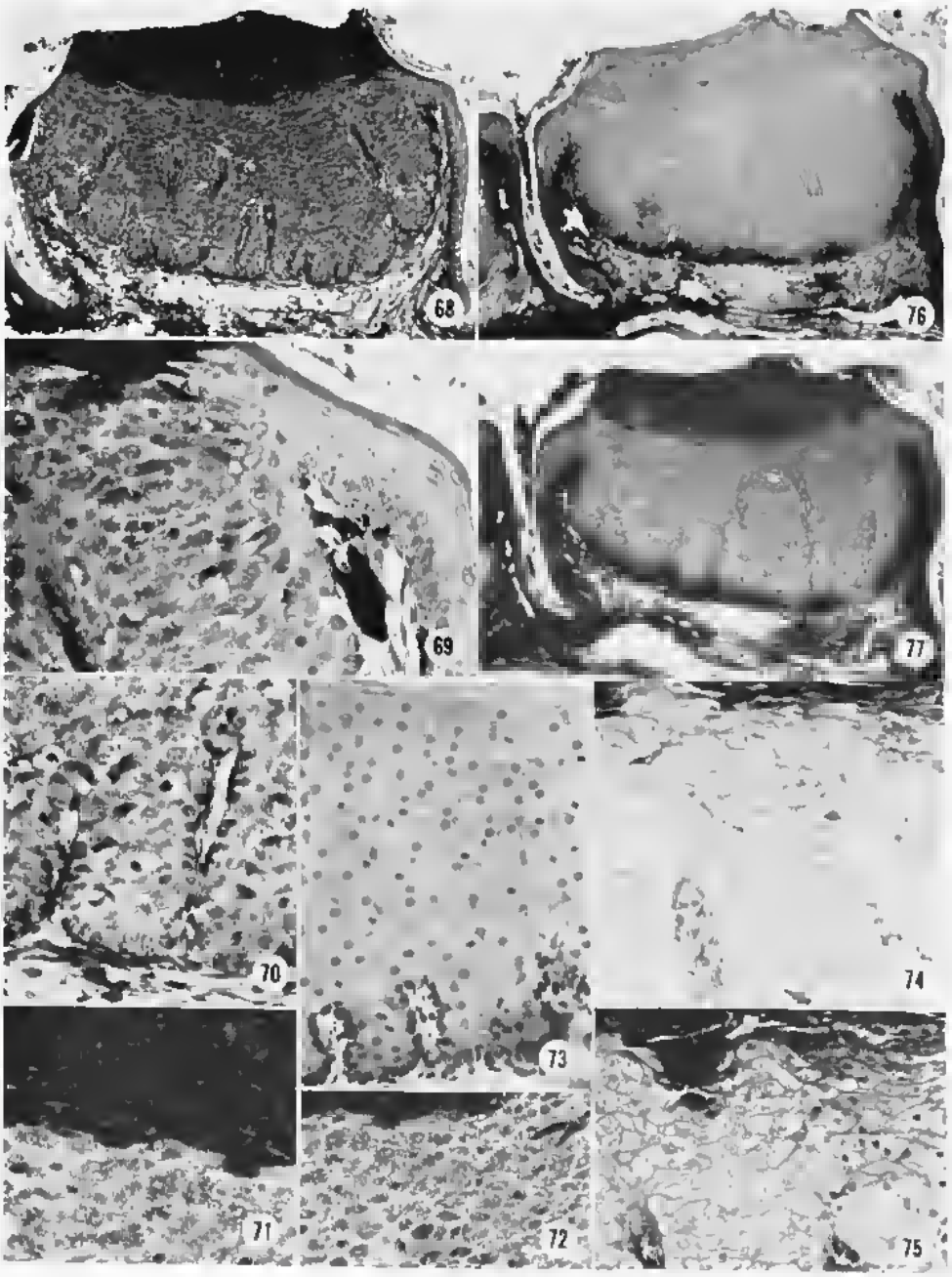
FIG. 74. — Coupe voisine de la précédente, traitée par la méthode à l'alloxane-Schiff. Grossissement 375 diamètres. Remarquer la forte réactivité de la couche superficielle (bord supérieur de la figure) et la réactivité moindre des grains de sécrétion de la couche de cellules polyédriques.

FIG. 75. — Coupe voisine de la précédente, traitée par la tétrazoréaction de Danielli. Grossissement 375 diamètres. Remarquer la très forte réactivité de la couche superficielle et la présence d'amino-acides aromatiques dans les grains de sécrétion des cellules polyédriques.

FIG. 76 et 77. — Coupes adjacentes, traitées par la réaction au ferricyanure ferrique sans (fig. 76) et avec (fig. 77) réduction préalable. Grossissement 100 diamètres. Remarquer la présence de cystine; forte réaction des mélanophores dermiques.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

PLANCHE X

Glandes margino-cloacales de *Leptotyphlops dulcis* ; glande « sébacée » du cloaque de *Sphenodon*. Fixation par le liquide de Halmi.

FIG. 78 et 79. — Coupe transversale (fig. 78) et sagittale (fig. 79) du corps de l'animal, hémalun-éosine, grossissement 100 diamètres. Remarquer le cloisonnement en logettes de l'organe, la couche basale et les cellules polyédriques ainsi que le produit de sécrétion, faisant saillie à l'orifice. La glande cloacale apparaît (fig. 79), dans l'angle inférieur droit.

FIG. 80. — Coupe voisine de celle qui est représentée figure 79. Coloration par le trichrome en un temps, grossissement 100 diamètres. Remarquer la couche basale et les assises de cellules polyédriques.

FIG. 81. — Détail d'une coupe voisine de la précédente. Même technique, grossissement 375 diamètres. Remarquer les grains de sécrétion des cellules polyédriques.

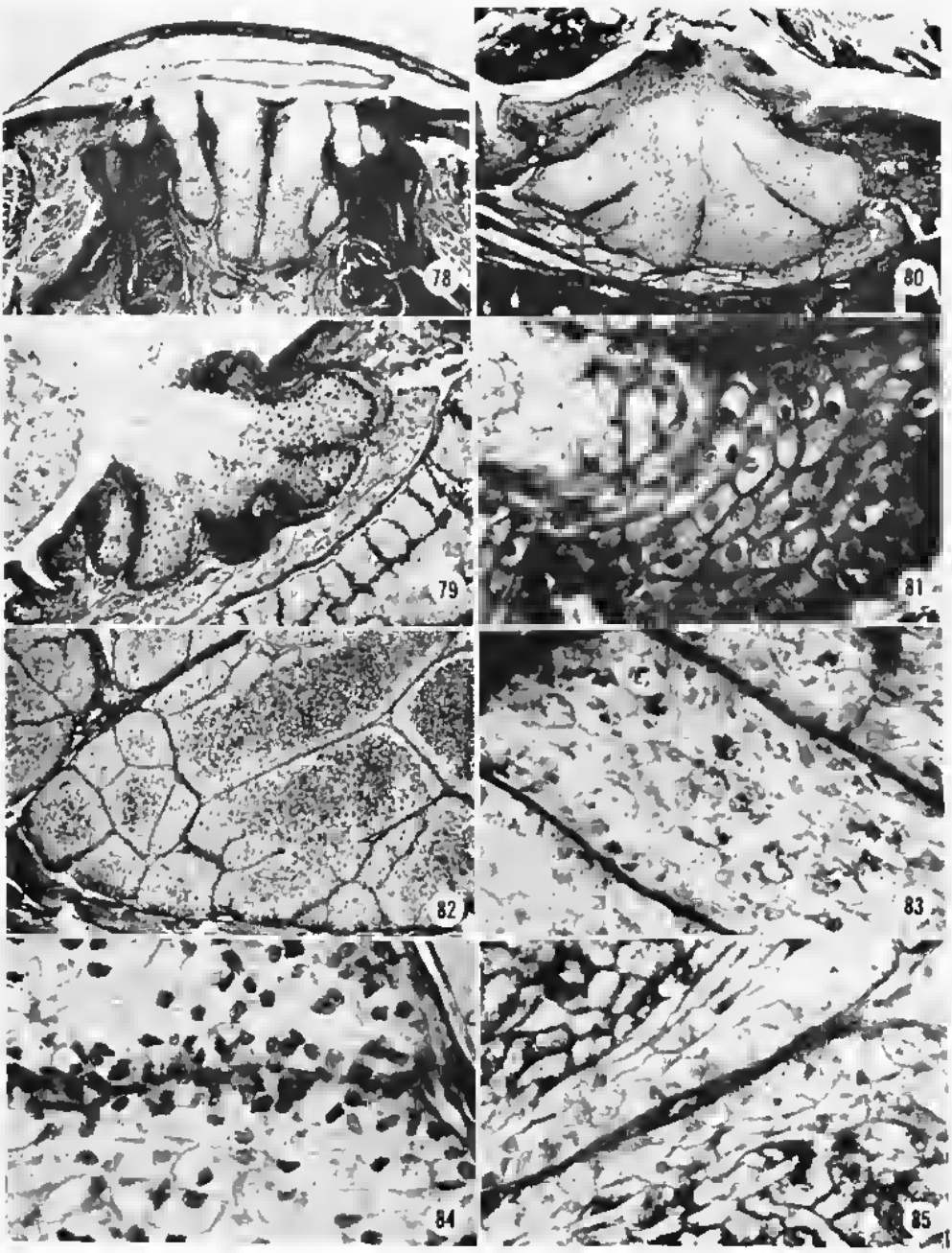
FIG. 82. — Glande « sébacée » du cloaque de *Sphenodon*. Réaction au ferricyanure ferrique après réduction, coloration nucléaire au rouge nucléaire solide. Grossissement 60 diamètres. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion accumulé au centre des lobules et celle des grains de sécrétion intracellulaires.

FIG. 83. — Détail de la même préparation que la figure 82. Grossissement 375 diamètres.

FIG. 84. — Cloison interlobulaire de la glande « sébacée » du cloaque de *Sphenodon*. Coloration par la méthode de Mann, grossissement 375 diamètres. Remarquer les deux assises basales, de part et d'autre de la cloison conjonctive (milieu du cliché).

FIG. 85. — Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 375 diamètres. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion (angles supérieur gauche et inférieur droit du cliché).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Replis épidermiques glandulaires, glandes préanales de *Coleonyx variegatus*. Fixations par le liquide de Helly.

FIG. 86. — Fond d'une écaille dorsale de *Leptotyphlops dulcis*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin, grossissement 375 diamètres. Remarquer l'absence de toute différenciation glandulaire dans le fond du pli tégumentaire, mais les particularités de structure du stratum corneum.

FIG. 87. — Repli épidermique glandulaire de *Feylinia currori*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, picro-indigocarmin, grossissement 100 diamètres. Remarquer les cellules glandulaires et le produit de leur transformation holocrine.

FIG. 88. — Coupe transversale de la partie postérieure du corps de *Lygosoma* [illegible]. Même technique et même grossissement que la figure 86. Remarquer les ostéodermes et le repli épidermique glandulaire, sectionné dans un sens perpendiculaire à celui de la figure 87.

FIG. 89. — Détail de la même préparation, grossissement 375 diamètres.

FIG. 90. — Fond d'un repli épidermique glandulaire d'*Anniella pulchra* en coupe sagittale. Même technique que la figure 87, grossissement 375 diamètres. Remarquer les cellules glandulaires et les blocs APS-positifs qui résultent de leur transformation holocrine.

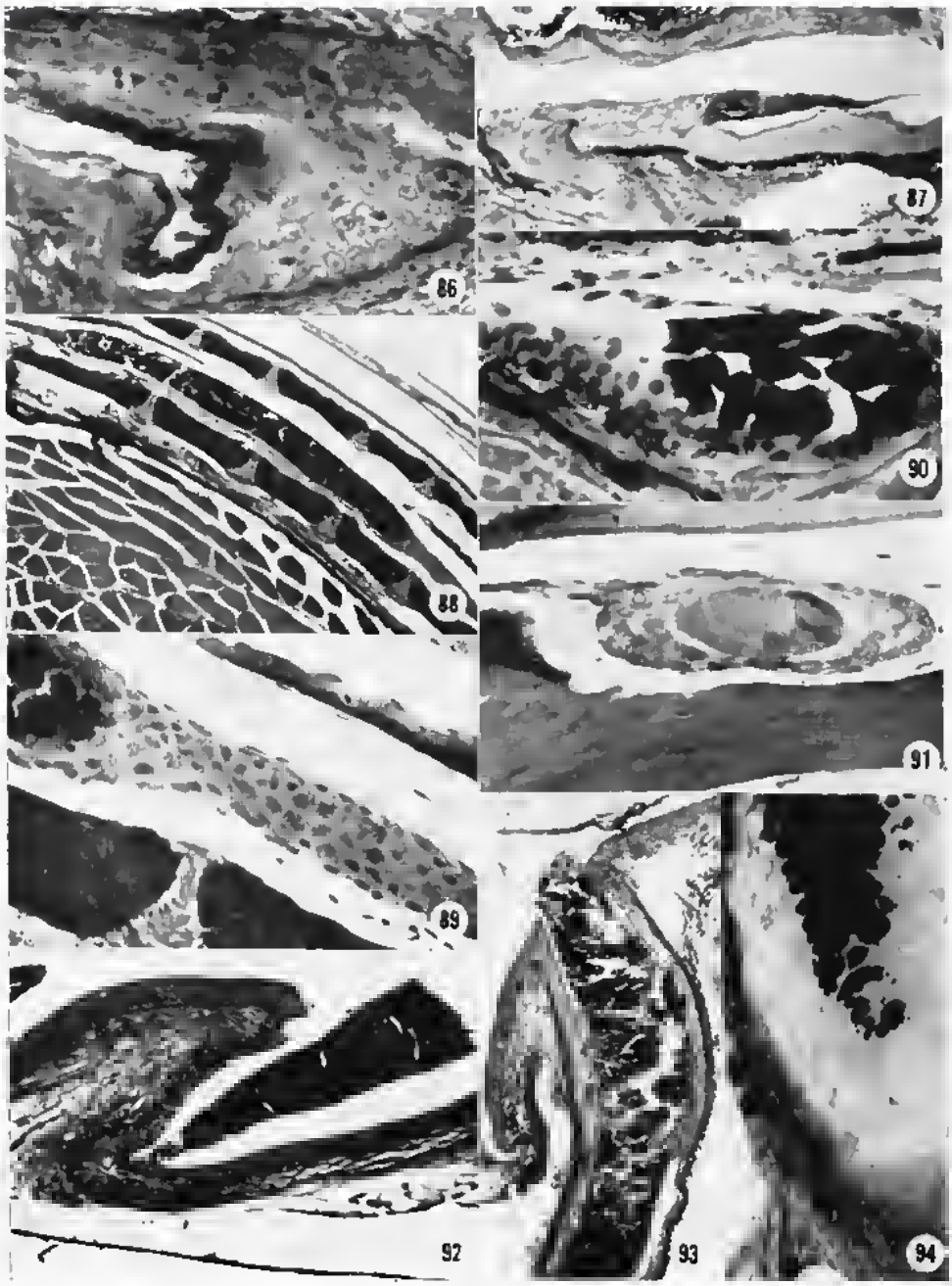
FIG. 91. — Coupe transversale d'un repli épidermique glandulaire de *Scincus officinalis*. Même technique que la figure 86, grossissement 150 diamètres. Remarquer les cellules glandulaires et l'accumulation centrale du produit de sécrétion.

FIG. 92. — Coupe oblique intéressant l'orifice d'abouchement de la glande préanale de *Coleonyx variegatus*. Coloration par le trichrome en un temps, grossissement 100 diamètres. Remarquer la densité et l'érythrophilie du produit de sécrétion.

FIG. 93. — Même glande en coupe sagittale. Réaction à l'APS bleu alcian. Grossissement 100 diamètres. Remarquer le produit de sécrétion fortement APS-positif (en rouge sur la préparation).

FIG. 94. — Détail de la même glande, montrant le fond du cul-de-sac sécréteur; même technique que la figure 93, grossissement 375 diamètres.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

Glandes prénales de *Blanus cinereus*, organes fémoraux de *Lacerta muralis*. Fixations au liquide de Halmi.

Fig. 95. — Coupe transversale de la région prénale de *Blanus cinereus*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin, grossissement 60 diamètres. Remarquer les tubes glandulaires dont la disposition générale est parallèle à la peau et qui sont coupés transversalement.

Fig. 96. — Détail d'un tube glandulaire, coupé transversalement à sa partie moyenne. Même technique que la figure 95, grossissement 150 diamètres. Remarquer la forte réactivité du produit de sécrétion, accumulé dans la lumière, l'aspect clair des cellules proches de la lumière et le cloisonnement en lobules du parenchyme glandulaire.

Fig. 97. — Détail de la préparation précédente. Grossissement 375 diamètres.

Fig. 98. — Détail de la même préparation. Grossissement 1500 diamètres. Remarquer les grains de sécrétion APS-positifs (en rouge sur la préparation). La couche basale se situe à l'extrême gauche du cliché.

Fig. 99. — Glande fémorale de *Lacerta muralis*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 60 diamètres. Remarquer la fureur en S du cul-de-sac glandulaire, la forte réactivité du produit de sécrétion et, dans l'angle inférieur droit de la figure, l'ouverture au milieu d'une écaille tégumentaire.

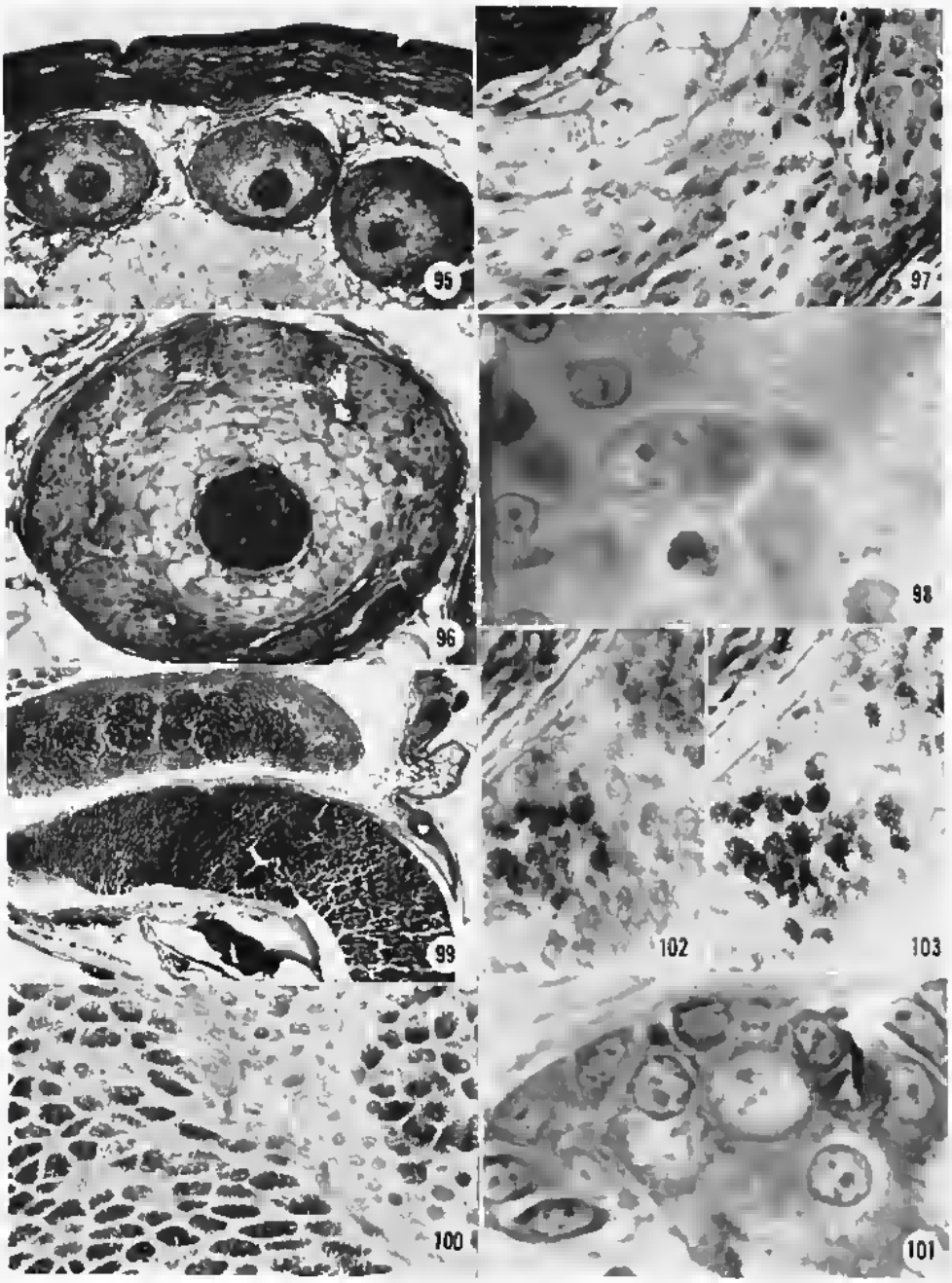
Fig. 100. — Détail de la partie moyenne de la glande fémorale de *Lacerta muralis*. Coloration par la méthode de Mann, grossissement 375 diamètres. Remarquer les cellules de la couche basale et les grains de sécrétion des cellules polyédriques.

Fig. 101. — Détail de la même préparation. Grossissement 1500 diamètres. Remarquer la courbe basale et l'apparition des premiers grains de sécrétion dans les cellules polyédriques.

Fig. 102. — Coupe voisine de la précédente. Mise en évidence des produits sulfhydrilés intimes. Grossissement 375 diamètres. Remarquer la réactivité des grains de sécrétion.

Fig. 103. — Coupe voisine de la précédente. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 375 diamètres. Remarquer la réactivité des grains de sécrétion.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIII

Glandes preanales de *Lialis burtoni*. Tégument marginal rhinal des Anguimorpha, glandes anales des Ophidiens. Fixations par le liquide de Halmi

Fig. 104. – Orifice du conduit excréteur de la glande préanale de *Lialis burtonis*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 100 diamètres. Remarquer l'écaille au milieu de laquelle débouche la glande et le caractère APS-négatif du produit de sécrétion.

Fig. 105. – Détail d'une coupe voisine de la précédente. Même technique, grossissement 375 diamètres. Remarquer les cellules granuleuses des tubes glandulaires et le revêtement aplati du conduit excréteur.

Fig. 106. – Coupe voisine de la précédente, colorée par le trichrome en un temps. Grossissement 100 diamètres. Remarquer l'érythrophilie du produit de sécrétion.

Fig. 107. – Détail de la même préparation que la figure 105. Grossissement 1500 diamètres. Remarquer les cloisons conjonctives, la coupe transversale d'un capillaire, les cellules de la couche basale et les volumineux grains de sécrétion des cellules pulvérulentes.

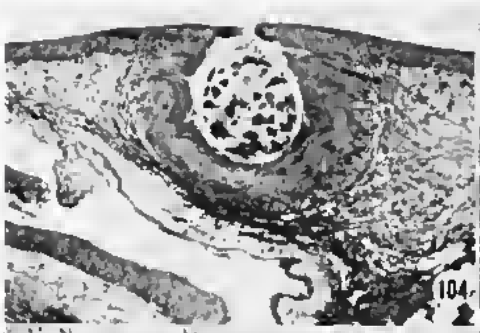
Fig. 108. – Tégument marginal rhinal de *Varanus griseus*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 60 diamètres. Remarquer les cellules « claires » et le produit abondant accumulé dans le repli tégumentaire.

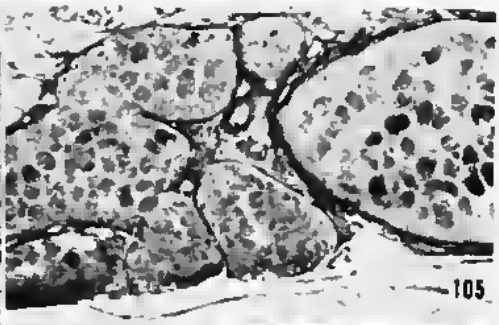
Fig. 109. – Tégument marginal rhinal de *Gerrhonotus multicarinatus*. Même technique que la figure 108, grossissement 375 diamètres. Remarquer l'abondant produit de sécrétion à la surface du tégument (partie basse du cliché).

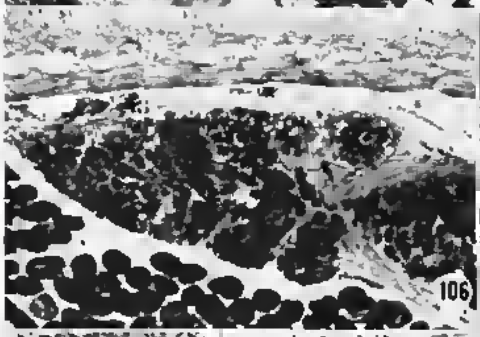
Fig. 110. – Glande anale de *Bungarus fasciatus*. Coloration de Mann-Dominici, grossissement 375 diamètres. Remarquer la présence de ribonucléines dans les cellules de la couche basale et les rares formations en fer de lance dans les cellules polyédriques.

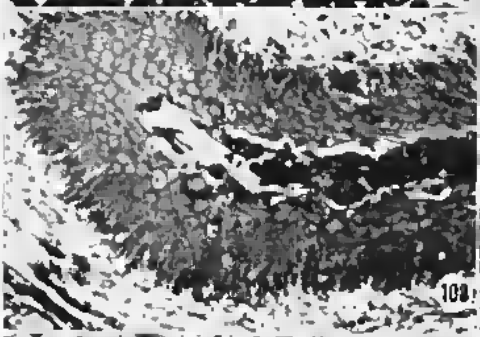
Fig. 111. – Glande anale de *Mureria spilotes*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 150 diamètres. Remarquer l'abondance du produit APS-positif dans les assises cellulaires sus-jacentes à la couche basale.

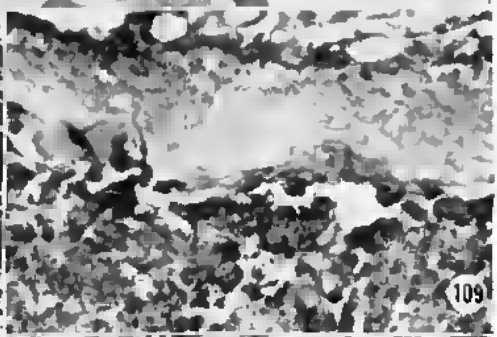
Source : MNHN, Paris

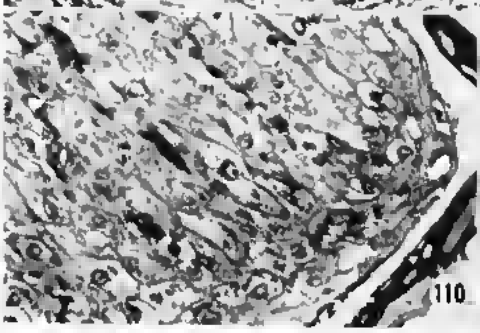












BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV

Glandes anales des Ophidiens. Fixations par le formol salé (fig. 116) et par le liquide de Halmi (les autres figures de la planche).

FIG. 112. — Couches cellulaires basales de la glande anale de *Typhlops* sp. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 375 diamètres. Remarquer l'expansion conjonctive qui pénètre entre les cellules épithéliales, le capillaire sanguin qui rompt son sommet et la présence, dans les cellules, d'une petite quantité de glycogène (en noir), dont le tassement à l'un des pôles représente une image de fuite.

FIG. 113 à 115. — Glande anale de *Leptotyphlops dulcis*. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 100 (fig. 113), 375 (fig. 114) et 1500 (fig. 115) diamètres. Remarquer le produit de sécrétion en « fer de lance».

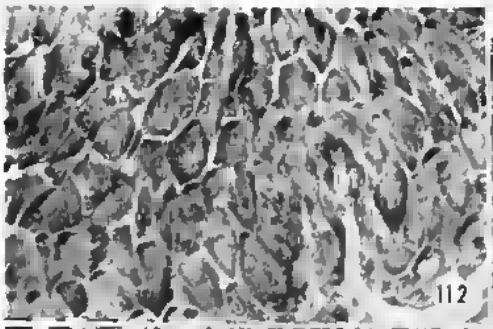
FIG. 116. — Glande anale de *Natrix natrix*. Formol salé, rompu à la congélation, coloration des lipides par le bleu BZL. Grossissement 100 diamètres. Remarquer les inclusions lipidiques dans les cellules glandulaires (en noir).

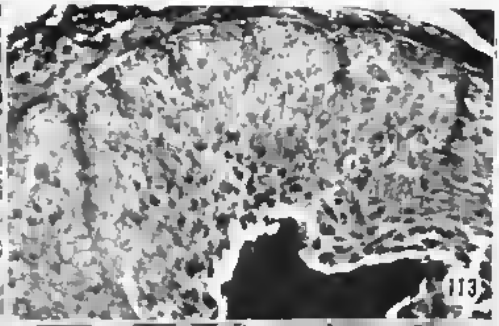
FIG. 117. — Glande anale d'*Atractaspis* sp. Réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 375 diamètres. Remarquer le tassement en amas des inclusions APS-positives en fer de lance.

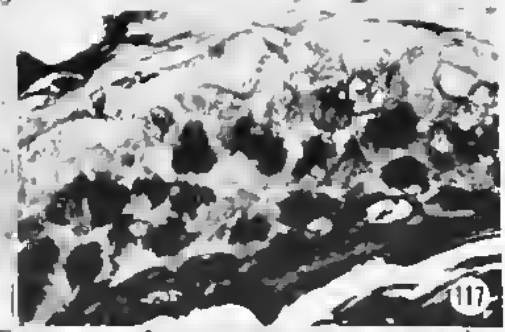
FIG. 118. — Glande anale de *Coluber austriacus*. Même technique et même grossissement que la figure 118. Remarquer la disposition en faisceaux des inclusions APS-positives.

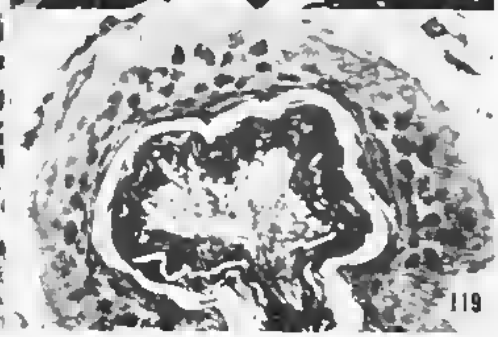
FIG. 119. — Vue d'ensemble de la même préparation que la figure 117. Grossissement 100 diamètres. Remarquer la stratification concentrique du produit de sécrétion dans la lumière de l'organe.

Source : MNHN, Paris









BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XV

Hémipénis; formations rétro-cloacales des Leptotyphlopidae. Fixations par le liquide de Halmi, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin. Grossissement 100 (fig. 123, 124, 127), 150 (fig. 129), 375 (fig. 120, 121, 122, 125) et 1500 (fig. 126, 128) diamètres.

FIG. 120. — Hémipénis de *Coleonyx variegatus*. Remarquer l'axe conjonctif des replis épithéliaux, la couche basale, l'existence d'un seul type de cellules épidermiques et la faible kératinisation.

FIG. 121. — Hémipénis d'*Uta stansburiana*. Remarquer les épines cornées et les deux classes de taille des noyaux des cellules épidermiques.

FIG. 122. — Hémipénis de *Xantusia vigilis*. Remarquer les épines cornées et les cellules épidermiques à noyaux volumineux qui leur donnent naissance.

FIG. 123. — Hémipénis (en bas) et cartilage de soutien (en haut) de *Phrynosoma m'calli*. Remarquer la gaine conjonctive du cartilage de soutien, le faible développement de la substance fondamentale et l'allure caractéristique des cellules cartilagineuses.

FIG. 124. — Cartilage de soutien de l'hémipénis d'*Anolis cristatellus*. Remarquer la présence d'un produit APS-positif dans les cellules cartilagineuses.

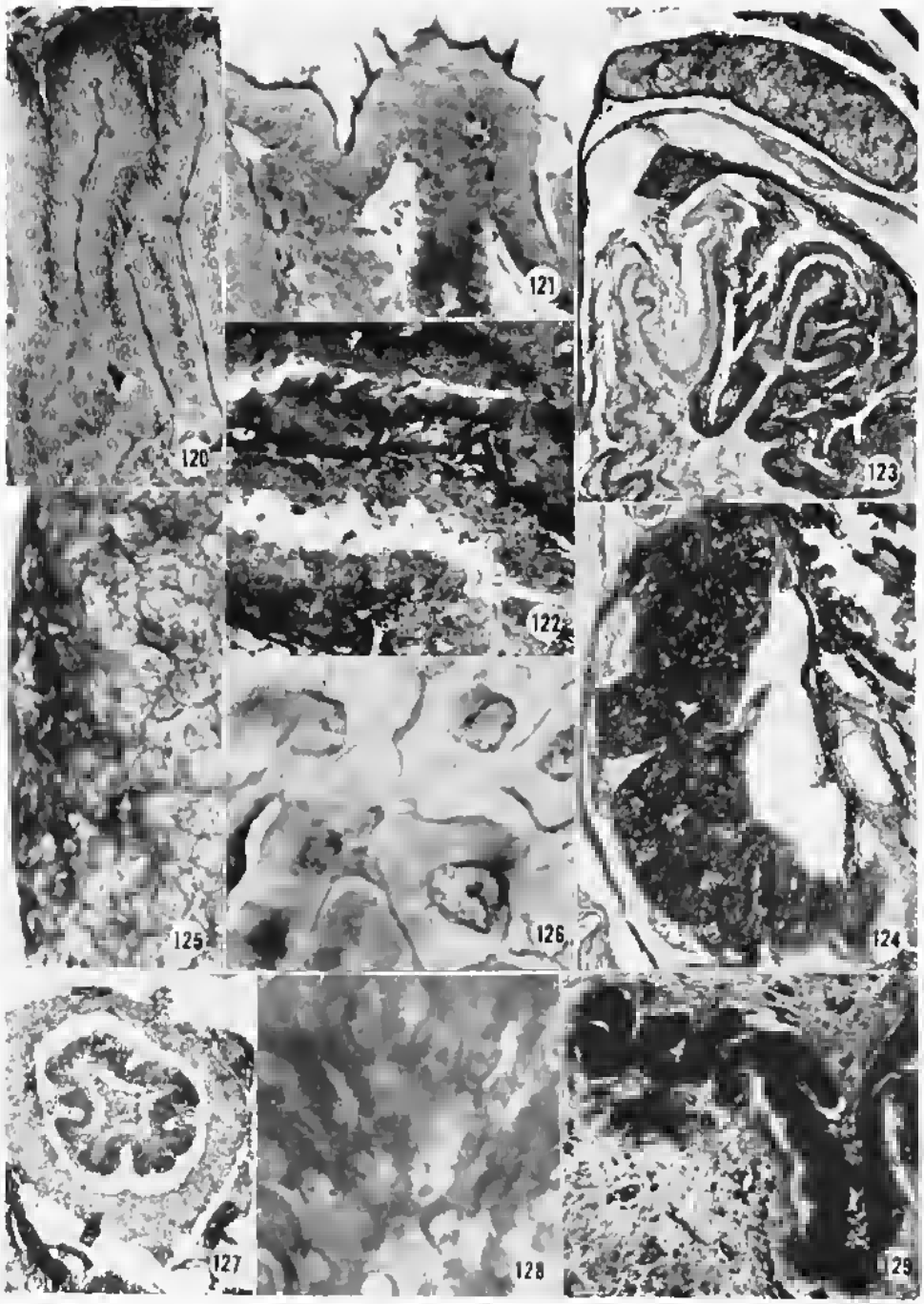
FIG. 125 et 126. — Détails de la même coupe que la figure 123. Remarquer la présence d'une petite quantité de glycogène dans certaines cellules cartilagineuses (fig. 125) et le profil caractéristique de celles-ci.

FIG. 127. — Formation rétrocloacale de *Leptotyphlops dulcis*. Remarquer les plis de l'épithélium et le produit de sécrétion accumulé dans la lumière de l'organe.

FIG. 128. — Couche basale du revêtement épithélial de la formation rétrocloacale de *Leptotyphlops dulcis* (même préparation que la figure 127). Remarquer la grande taille relative des noyaux.

FIG. 129. — Formation rétro-cloacale de *Typhlops vermicularis*. Remarquer le faible développement de la lumière.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 20 Décembre 1965.

Printed in France *Le Directeur-Gérant :* Professeur Chabaud.

5842N. — Imp. Lahure, 9, rue de Fleurus, Paris (6e).
Dépôt légal : 4e trimestre 1965.

Source : MNHN, Paris